



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-457-468><http://zoobank.org/References/6159CE84-34A8-454E-BA85-25F22377C9BD>

УДК 574.2+574.5;57.042+57.047

Годовая динамика плотности и таксономического состава рыбного населения русловой ямы (влияние факторов)

Г. И. Волосников, А. А. Чемагин

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, ул. имени академика Юрия Осипова, д. 15, 626152,
г. Тобольск, Россия

Сведения об авторах

Волосников Глеб Игоревич

E-mail: g-volosnikov@mail.ru

SPIN-код: 3773-4124

Scopus Author ID: 57298875300

ORCID: 0000-0001-9149-2001

Чемагин Андрей Александрович

E-mail: ChemaginAA@yandex.ru

SPIN-код: 4909-1770

Scopus Author ID: 55601097500

ResearcherID: AAB-8156-2022

ORCID: 0000-0003-2515-4244

Аннотация. Выполнены исследования динамики плотности рыб, таксономического состава рыбного населения в акватории русловой зимовальной ямы нижнего течения р. Иртыш в годовом аспекте. Рассматривается сложная система взаимодействия факторов среды и взаимоотношений рыб в системе хищник-жертва на исследуемом участке реки при варьирующих экологических факторах. Исследование выполнено с помощью эхометрического зондирования водной толщи ямы компьютеризированным акустическим комплексом: в период открытой воды — с борта маломерного судна, в период ледового покрытия — с помощью снегохода. Также анализировали динамику факторов среды (мутность, температура, уровень) и их влияние на плотность рыб. В результате анализа годовой динамики плотности рыб в акватории ямы установлено, что максимальная плотность рыб отмечается в летний период, когда происходит скат молоди из поймы в основное русло. Показатель плотности рыб достоверно различается в периоды открытой воды и ледового покрытия. Установлено, что наибольшую долю в структуре рыбного населения имеют группы карповых и окуневых рыб. Их совместная доля изменяется в пределах от 68,53 до 87,42% от показателя общей плотности рыб, данные показатели отмечены в январе и августе соответственно. Максимальные значения плотности рыб отмечены в июне, минимальные — в октябре и декабре, величина показателя составила 4,49, 1,19 и 1,45 тыс. экз./га соответственно. Динамика общей плотности рыб в акватории ямы описывается уравнением полиномиальной регрессии, а единственным влияющим на данный показатель фактором является температура воды. Динамика плотности отдельных таксономических групп в акватории ямы имеет свои особенности: для плотности карповых рыб влияющими факторами являются температура и уровень воды; для окуневых, сиговых и щучковых рыб — плотность карповых, карповых и окуневых соответственно; для налимовых и осетровых — уровень воды. Отмечена высокая достоверная корреляционная связь фактора мутности с уровнем и температурой воды.

Права: © Авторы (2022). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Ключевые слова: зимовальная яма, плотность рыб, скопления рыб, факторы среды, температура, мутность, уровень воды

Factors affecting the annual dynamics of density and taxonomical composition of the fish population in a riverbed depression

G. I. Volosnikov, A. A. Chemagin✉

Tobolsk Complex Scientific Station UD RAS, 15 Akademika Yuria Osipova Str., 626152, Tobolsk, Russia

Authors

Gleb I. Volosnikov

E-mail: g-volosnikov@mail.ru

SPIN: 3773-4124

Scopus Author ID: 57298875300

ORCID: 0000-0001-9149-2001

Andrey A. Chemagin

E-mail: ChemaginAA@yandex.ru

SPIN: 4909-1770

Scopus Author ID: 55601097500

ResearcherID: AAB-8156-2022

ORCID: 0000-0003-2515-4244

Copyright: © The Authors (2022).
Published by Herzen State Pedagogical
University of Russia. Open access under
CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The article reports the results of the study on the annual dynamics of fish density, taxonomic composition of the fish population in a section of a riverbed depression in the lower reaches of the Irtysh River. A complex system of interaction between environmental factors and fish relationships in the predator-prey system in the studied section of the river under changing environmental factors is considered. The study was conducted using echometric sounding of the water column of the riverbed depression with an acoustic complex; during the open water period it was performed from a boat and during the ice cover period — from a snowmobile. The study also analysed the dynamics of environmental factors (turbidity, temperature, water level) and their effect on fish density. The maximum fish density in the riverbed depression was observed in summer, when juveniles migrate from the floodplain to the main channel. Fish density differed significantly during periods of open water and ice cover. Groups of cyprinids and percids had the largest share in the fish population. Their joint share varied from 68.53 to 87.42% of the total fish density; these values were noted in January and August, respectively. The maximum fish density was noted in June, the minimum density — in October and December: 4.49, 1.19 and 1.45 thousand ind./ha, respectively. The dynamics of the total fish density in the water area of the riverbed depression is described by a polynomial regression equation, and the only influencing factor is water temperature. The dynamics of the density of taxonomic groups in the water area of the riverbed depression demonstrated the following characteristic features: for the density of cyprinids the influencing factors were temperature and the water level; for percids, coregonids and pikes — the density of cyprinids, cyprinids and percids, respectively; for burbot and sturgeons — the water level. The study revealed that turbidity has high reliable correlation with the water level and temperature.

Keywords: riverbed depression, fish density, fish aggregations, environmental factors, temperature, turbidity, water level

Введение

Исследование пространственного распределения пресноводных рыб в осенне-зимний период является важным аспектом изучения их экологии (Walton-Rabideau et al. 2019), при этом для некоторых видов рыб характерно ограниченное перемещение в период зимовки (Hurst 2007). Это в свою очередь говорит о существовании «временного узкого места» в неблагоприятный критически важный зимний период (Thayer et al. 2007) и скоплениях рыб на данных участках, формирование которых обусловлены (Thayer et al. 2007), с одной стороны, поведением рыб, с другой, — средой обитания, т. е. рыбы способны обна-

руживать и воспринимать определенную гидродинамическую среду, в которой они обитают (Mogdans 2019). Изучение распределения рыб в акватории русловой зимовальной ямы в годовой динамике показало, что подобные речные участки имеют полифункциональную роль (Pavlov et al. 2006) — интенсивно осваиваются рыбами на протяжении круглого года: в период открытой воды (Mochek et al. 2015) и период ледового покрытия (Mochek et al. 2019), который является наиболее сложным для рыб (Hurst 2007), поскольку снижается их выживаемость, изменяется биоэнергетика. Исследователями отмечается, что изучение особенностей и закономерностей пространственного распределения пре-

сноводных рыб, в том числе и молоди в пойменно-русловом комплексе необходимо проводить с помощью ключевых экологических факторов (температуры и уровня воды) (Walton-Rabideau et al. 2019), т. к. показано (Fernandes 1997; Baumgartner et al. 2019), что сила наводнений является основной движущей силой динамики водных сообществ в поймах — происходят миграции рыб для нагула и нереста (Fernandes 1997), изменяется видовая структура рыбного населения в системе «река-пойма» (Wang et al. 2019). При этом для оценки распределения и динамики перемещения хищных видов рыб необходимо также учитывать распределение их добычи, т. е. кормовых объектов (Nakayama et al. 2018).

Вместе с тем в бассейне р. Иртыш имеется развитый пойменно-русловой комплекс, а в русле расположено большое количество зимовальных русловых ям, в их акватории отмечаются скопления рыб и наблюдается их динамика. Данные участки имеют важное значение в сохранении различных видов рыб, в том числе и наиболее ценных — сиговых и осетровых. Для полноценного мониторинга русловых ям важно иметь полное представление об особенностях их функционирования и влияния различных факторов на динамику скоплений рыб.

В связи с этим цель работы — изучить годовую динамику плотности и таксономической структуры рыбного населения в акватории русловой ямы в нижнем течении р. Иртыш и определить влияние некоторых абиотических и биотических факторов на данные показатели с построением соответствующих регрессионных моделей.

Материал и методика

Оценку плотности рыб в акватории Горнослинкинской русловой зимовальной ямы (Уватский район, Тюменская область) производили ежемесячно эхометрическим зондированием водной толщи в период декабрь-ноябрь 2020–2021 гг. При открытой воде (май-октябрь) гидроакустическую съемку производили с помощью маломер-

ного судна, в период наличия ледового покрытия (ноябрь-апрель) на снегоходе. По исследуемому участку реки передвигались зигзагами согласно общепринятым методикам (Юданов и др. 1984), в зимний период для проведения съемки мотобуром бурили лунки для погружения на штанге гидроакустической антенны в воду (Алдохин, Чемагин 2018). Для гидроакустических съемок использовали компьютеризированный программно-технический комплекс «AsCog» с вертикальным обзором и частотами 50 и 200 kHz (ООО «Промгидроакустика», г. Петрозаводск), изготовленный на основе серийного эхолота Furuno (Furuno Inc., Япония). В лабораторных условиях специальным программным приложением таксономической идентификации зарегистрированных рыб на основе формы плавательного пузыря определяли их принадлежность к 4-м группам (карповые, окуневые, сиговые и щуковые, налимовые и осетровые) (Borisenko et al. 2006).

Данные по уровню воды гидропоста «Уват» в нижнем течении р. Иртыш, расстояние до которого от исследуемого участка ≈40 км взяты из общедоступного источника информации по гидропостам территории РФ (Уровень воды онлайн...). Показатели температуры и мутности воды определяли с помощью многопараметрической системы оценки качества воды Horiba (Horiba, Япония).

Статистическую обработку данных выполняли в программе Statistica 12.0 (Statsoft Inc., США). После проверки нормальности распределения данных рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена, выполняли дисперсионный анализ ANOVA, для построения регрессионной модели и оценки ее приемлемости, а также достоверности влияния факторов на общую плотность и плотность отдельных таксономических групп рыб использовали регрессионный анализ (Multiple regression analysis). Величину корреляции оценивали по следующей шкале: слабая (0,1–0,3), умеренная (0,3–0,5), заметная (0,5–0,7), высокая (0,7–0,9), очень высокая (0,9–1).

Результаты исследований

Динамика плотности и таксономической структуры. Анализ годовой динамики плотности рыб в акватории зимовальной русловой ямы выявил, что наибольшие плотности рыб отмечаются в период открытой воды (апрель-октябрь) с пиком в мае-июле (3,12–3,98 тыс. экз./га), в осенний период наблюдается снижение плотности до 1,19 тыс. экз./га в октябре (рис. 1).

Еще меньшие показатели плотности рыб в акватории ямы 0,656–0,749 тыс. экз./га отмечаются в период февраль-март. В результате сравнительного анализа динамики плотности рыб в акватории русловой ямы за 2020–2021 гг. с более ранними исследованиями на этом участке за 2007 г., выполненными Э. С. Борисенко (2013 г.), установлено, что в период ледового покрытия (январь-март) рассматриваемый показатель сопоставим между более ранними и современными исследованиями: 1,33, 0,75, 0,66 тыс. экз./га в 2021 г. и 1,03, 1,01, 0,83 тыс. экз./га соответственно (рис. 1).

Стоит отметить, что в апреле, августе-октябре в период выполненного исследования показатель плотности рыб был либо сопоставим, либо превышал данные 2007 г.: 2,8, 3,01, 3,53, 1,19, 0,98 и 0,33, 1,87, 1,39, 0,37, 0,69 тыс. экз./га соответствен-

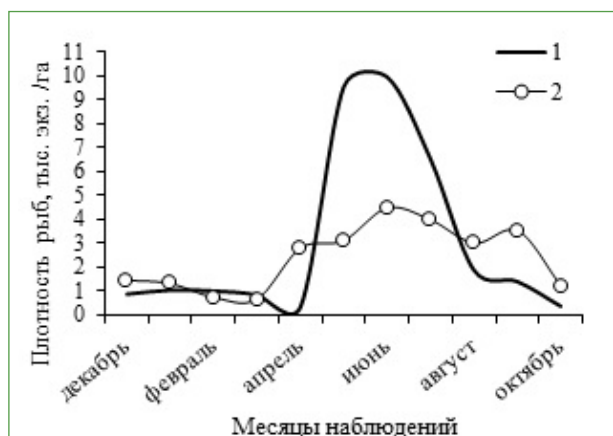


Рис. 1. Годовая динамика плотности рыб в акватории Горнослинкинской русловой ямы (по результатам гидроакустической съемки): 1 — 2007 г. (Борисенко 2013); 2 — 2020–2021 гг.

Fig. 1. Annual dynamics of fish density in the water area of the Gornoslinkinskaya Riverbed Depression (according to the results of the hydroacoustic survey): 1 — 2007 (Borisenko 2013); 2 — 2020–2021

но (рис. 1). Однако в летний период плотность и соответственно численность рыб в акватории ямы (2021 г.) значительно ниже более ранних исследований (2007 г.). В мае 2021 г. показатель плотности рыб составил 3,12, в июне и июле — 4,49 и 3,98 тыс. экз./га соответственно, при более ранних исследованиях значения составили 9,53, 9,93 и 6,5 тыс. экз./га соответственно (рис. 1).

В результате анализа таксономической структуры рыбного населения исследуемого участка в годовой динамике обнаружена динамика плотности для различных таксономических групп рыб (рис. 2).

При рассмотрении показателя доли карповых рыб установлено, что в период открытой воды с мая по октябрь доля данной группы рыб возрастает, в период ледового покрытия — снижается. При этом наибольшие значения для карповых рыб в общей структуре рыбного населения русловой ямы составили 52,29, 53,10 и 56,70% в мае, июле и августе соответственно, а наибольшие плотности карповых рыб от 1,632 до 2,167 экз./га отмечены в период май-сентябрь. Наименьшие показатели доли карповых рыб в структуре рыбного населения от 31,09 до 38,93% в акватории исследуемого участка реки отмечены в период январь-апрель, при этом минимальные значения плотности для данной груп-

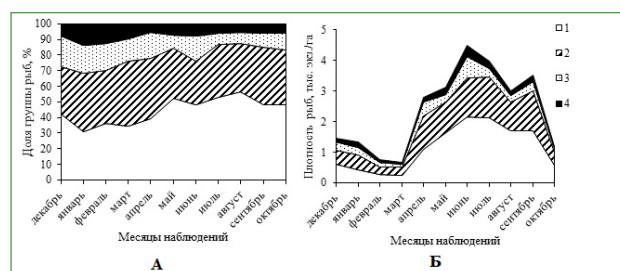


Рис. 2. Годовая динамика таксономической структуры (а) и плотности различных таксономических групп рыб (б) в акватории Горнослинкинской русловой зимовальной ямы (по результатам гидроакустической съемки): 1 — Карповые; 2 — Окуневые; 3 — Сиговые и щуковые; 4 — Осетровые и налимовые

Fig. 2. Annual dynamics of the taxonomic structure (a) and density (b) of various taxonomic groups of fish in the water area of the Gornoslinkinskaya Riverbed Depression (according to the results of the hydroacoustic survey): 1 — Cyprinidae; 2 — Percidae; 3 — Coregonidae and Esocidae; 4 — Acipenseridae and Lotidae

пы рыб от 0,258 до 0,275 тыс. экз./га наблюдаются в феврале-марте (рис. 2).

Для окуневых рыб наименьшие значения показателя доли в структуре рыбного населения 30,08, 28,11 и 30,72% отмечены в декабре, июне и августе соответственно. Наибольшие показатели доли окуневых рыб отмечены в январе, марте, апреле, сентябре и октябре, их значения составили 37,45, 41,89, 38,78, 36,87 и 35,11% соответственно. Наибольшие показатели плотности данной группы рыб, которые составляют от 0,925 до 1,302 тыс. экз./га, отмечены в период апрель-сентябрь (рис. 2).

Для группы сиговых и щуковых рыб в годовой динамике наибольшие показатели доли в структуре рыбного населения отмечены в период декабрь-апрель и июне, при этом их значения составили от 13,93 до 19,63%. Наибольшие плотности данной группы рыб: 0,472, 0,697 и 0,320 тыс. экз./га отмечены в апреле, июне и сентябре соответственно. Наименьшие значения доли рассматриваемой группы рыб в структуре рыбного населения русловой ямы — от 6,80 до 10,59 % отмечены преимущественно во второй половине года (июль-октябрь), минимальные значения плотности отмечены в марте и октябре, показатели составили 0,09 и 0,126 тыс. экз./га соответственно (рис. 2).

Группа осетровых и налимовых рыб в структуре рыбного населения исследуемой акватории имела наибольшие показатели от 9,70 до 13,52% в период наличия ледового покрытия (январь-март), наименьшие значения рассматриваемого показателя от 5,26 до 8,12% зарегистрированы, напротив, — в период открытой воды. При этом стоит отметить, что наибольшие плотности данной группы рыб: 0,227, 0,365, 0,245 и 0,217 тыс. экз./га отмечены в мае, июне, июле и сентябре соответственно (рис. 2).

Динамика факторов. Показатель уровня воды р. Иртыш на ближайшем гидропосту имел максимальные значения 1122–1243 см в мае-июле с пиком в июне, в августе-октябре наблюдалось падение уровня воды с 780 до 332 см, а подъем

отмечался в период, предшествующий вскрытию реки в феврале-марте с 313 до 326 см, в апреле динамика подъема уровня интенсифицировалась, а его значение достигало отметки 459 см (рис. 3).

При сравнительном анализе хода уровня воды в период более ранних исследований 2007 г. и выполненных в 2020–2021 гг. установлено, что общая картина динамики в годовом аспекте схожа, при этом стоит отметить, что исследование, выполненное ранее, проводилось в более многоводный год. Максимальная разница уровня воды 2007 г. и 2021 г. отмечена в июле, ее величина составила 7,39 м (рис. 3).

Минимальные значения температуры воды (2,5–3,1°C) в акватории ямы отмечены в зимний период (декабрь-февраль), максимальные — в летний (16,6–20,9°C). В весенний период отмечается динамика подъема рассматриваемого показателя, в осенний — динамика падения (рис. 4).

Максимальные значения мутности воды (34,5–173 NTU) отмечены в период май-август с пиком в мае (весенний паводок) и графически совпадают с максимальными показателями уровня воды по данным гидропоста «Уват». В периоды пониженного уровня воды и ледового покрытия показатели мутности минимальны и находятся в диапазоне 11–32 NTU.

В результате однофакторного анализа между периодами наблюдений (ледовое

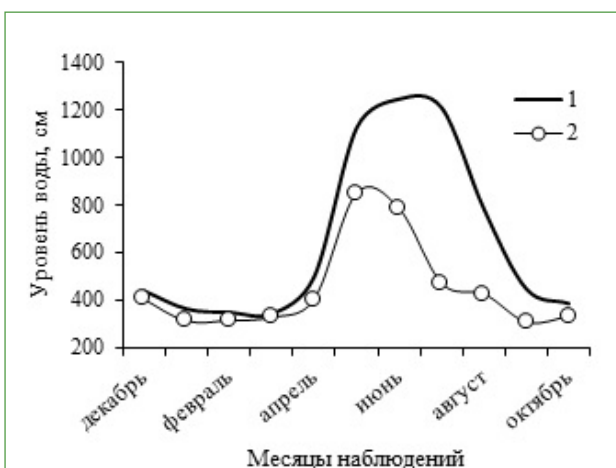


Рис. 3. Годовая динамика уровня воды по гидропосту «Уват»: 1 — 2007 г.; 2 — 2020–2021 гг.

Fig. 3. Annual dynamics of the water level at the Uvat Gauging Station: 1 — 2007; 2 — 2020–2021

покрытие и открытая вода) по показателю общей плотности рыб определена достоверность различия средней плотности рыб между рассматриваемыми периодами по критерию Тьюки ($p < 0,05$). Для показателя температуры воды по критерию Тьюки также установлено достоверное различие ($p < 0,001$), для показателей мутности и уровня воды достоверных отличий не отмечено.

Анализ показателя плотности различных таксономических групп по периодам года выявил достоверное различие у группы карповых ($p < 0,05$) и у группы окуневых рыб ($p < 0,05$). По сезонам года достоверное различие отмечено только для карповых рыб — между зимой и летом ($p < 0,05$). В остальных случаях достоверной разницы не выявлено.

Дальнейший статистический анализ по критерию Тьюки между периодами наблюдений (открытая вода и ледовое покрытие) на основе показателя доли таксономических групп выявил достоверное различие для карповых ($p < 0,001$), сиговых и щукных ($p < 0,05$), осетровых и налимовых рыб ($p < 0,05$). Между сезонами года достоверной разницы также не установлено.

В результате статистического регрессионного анализа установлено, что наиболее существенно влияющим фактором на показатель общей плотности рыб в акватории русловой ямы в годовой динамике является фактор температуры воды ($p < 0,05$), а показатель величины детерминации регрессионной модели $> 0,3$ ($R^2 = 0,67$), что в свою очередь отражает адекватность выбранных факторов в регрессионной модели, т. е. учтено примерно 70% влияющих факторов (табл. 1).

Стоит отметить, что анализ показателя мутности и уровня воды в рассматриваемой модели выявил их мультиколлинеарность — величина их корреляции превышает показатель 0,7 ($R_s = 0,97$). Фактор мутности был исключен из дальнейшего анализа из-за меньшего показателя стандартизованного коэффициента регрессии β , равного $-0,417$ по сравнению с данным

значением для фактора уровня воды 0,742 (табл. 1). При дальнейшем анализе регрессионной модели установлено, что влияние уровня фактора воды является недостоверным ($p > 0,05$), в связи с этим он также исключен из дальнейшего анализа построения регрессионной модели.

Выявленная таким образом связь между показателем общей плотности рыб и температурой воды является высокой и достоверной, при этом установлена приемлемость построенной регрессионной модели ($F = 14,23$; $p < 0,05$). Уравнение регрессионной модели показателя годовой динамики общей плотности рыб в акватории русловой зимовальной ямы представлено в таблице 1.

При регрессионном анализе плотности карповых рыб фактор мутности также исключен ввиду его мультиколлинеарности с фактором уровня воды при меньшем значении стандартизованного коэффициента регрессии β . Дальнейший анализ показал, что в построении регрессионной модели для карповых рыб факторы температуры и уровня воды являются достоверными, уровни их значимости составили $p < 0,001$ и $p < 0,05$ соответственно (табл. 1). При этом стоит отметить, что коэффициент детерминации имеет высокое значение 0,878, что в свою очередь подтверждает адекватность выбранных факторов, то есть учтено приблизительно 90% факторов, влияющих на годовую динамику плотности карповых рыб в русловой яме. Дальнейший дисперсионный анализ показал приемлемость построенной модели для данной группы рыб ($F = 28,71$; $p < 0,001$) (табл. 1).

Для плотности окуневых рыб в регрессионном анализе ввиду их отнесения к хищной группе рыб вместе с факторами среды дополнительно учитывали плотность карповых рыб — как их кормовых объектов. В результате дальнейшего статистического анализа установлено, что фактор температуры с фактором плотности карповых рыб, а также фактор уровня воды и мутности являются мультиколлинеарными, т. е. величина их корреляции

Таблица 1
 Результаты статистического анализа построения регрессионной модели
 годовой динамики плотности рыб и оценка ее приемлемости

Table 1
 Statistical analysis using a regression model of the annual dynamics of fish density
 and assessment of its acceptability

Показатель Indicator	Коэффициент детерминации (R ²) Coefficient of determination (R ²)	Регрессионная модель* Regression model*	Уровень значимости (p)** Significance level (p)**
Общая плотность рыб Total fish density	0,673	0,644 + 0,165*Т	0,002
Плотность карповых рыб Density of cyprinids	0,878	-341,601+84,008*Т+1,323*У(W)	<0,001
Плотность окуневых рыб Density of percids	0,886	0,187+0,549*CPR	<0,001
Плотность сиговых и щуковых рыб Density of coregonids and pikes	0,425	93,650+0,097*(CPR+PRC)	0,03
Плотность осетровых и налимовых рыб Density of sturgeons and burbot	0,494	27,206 + 0,325*У (W)	0,016

* обозначение факторов: температура воды (Т), уровень воды (У), плотность карповых и окуневых рыб (CPR+PRC);

** курсивом отмечены достоверные регрессионные модели при $p < 0,05$

* designation of factors: water temperature (Т); water level (У); density of cyprinids and perches (CPR+PRC);

** significant regression models at $p < 0.05$ are given in italics

>0,7. При проверке величины их стандартизированного коэффициента регрессии β установлено, что из первой пары факторов необходимо исключить фактор температуры, из второй — фактор уровня воды, т. к. их коэффициенты β в парном сравнении оказались меньше. Фактор мутности ввиду его низкого уровня значимости ($p=0,37$) исключен из дальнейшего регрессионного анализа. Анализ влияния фактора плотности добычи (карповых рыб) показал его высокие уровень значимости ($p < 0,001$) и коэффициент детерминации ($R^2=0,886$), т. е. в данной регрессионной модели учтено $\approx 90\%$ факторов, влияющих на плотность окуневых рыб на исследуемом участке реки (табл. 1). Дисперсионный анализ показал приемлемость построенной регрессионной модели ($F=69,64$; $p < 0,001$).

В результате регрессионного анализа годовой динамики сиговых и щуковых видов рыб в акватории русловой ямы установлено, что факторы температуры и уровня воды являются недостоверными, уровни их

значимости составляют $p=0,685$ и $p=0,174$ соответственно. В связи с тем, что также рассматривается группа хищных видов рыб (нельма и щука), то дополнительно в качестве фактора, влияющего на плотность данной группы рыб, рассматривали плотность их добычи (карповые и окуневые рыбы) на данном участке реки. В результате анализа установлено, что влияние данного фактора в годовой динамике является достоверным ($p=0,03$), а изменение плотности сиговых и щуковых рыб описывается приемлемой регрессионной моделью ($F=6,65$; $p=0,03$) при коэффициенте детерминации, превышающем 0,3 ($R^2=0,425$) (табл. 1).

Регрессионный анализ абиотических факторов, влияющих на плотность группы осетровых и налимовых рыб, температуры и уровня воды выявил, что первый из них в годовой динамике не является достоверным ($p=0,165$), при этом установлена приемлемость регрессионной модели ($F=8,78$; $p=0,016$), а коэффициент детерминации $>0,3$ ($R^2=0,494$) (табл. 1).

Таблица 2

Корреляционная связь (R_s) между факторами водной среды в годовой динамике

Table 2

Correlation (R_s) between factors of the aquatic environment in the annual dynamics

Пара переменных Pair of variables	Уровень Level	Температура Temperature	Мутность Turbidity
Уровень Level	1,00	0,44	0,71
Температура Temperature	—	1,00	0,78
Мутность Turbidity	—	—	1,00

Курсивом отмечены достоверные значения корреляции при $p < 0,05$
 Significant correlation values at $p < 0.05$ are given in italics

Дополнительно, анализ корреляционной связи между факторами водной среды — температурой, уровнем и мутностью — выявил наличие корреляционной связи между некоторыми показателями (табл. 2).

Прямая высокая достоверная корреляция установлена при анализе факторов уровня и мутности воды ($R_s = 0,71$; $p < 0,05$), температуры и мутности воды ($R_s = 0,78$; $p < 0,05$). В остальных случаях достоверной корреляционной связи не отмечено.

Обсуждение

Одними из главных причин меньших показателей плотности рыб в летний период в акватории ямы в исследуемый период (2021 г.) по сравнению с более ранними исследованиями (2007 г.) являются различия гидрологического режима в нижнем течении р. Иртыш. Меньший уровень водности обеспечивает меньшую площадь нерестовых и нагульных площадей, при этом показано (Probst et al. 2009; Van de Wolfshaar et al. 2011), что имеется положительная связь между прогнозируемыми доступными нерестовыми площадями и наблюдаемой плотностью молоди карповых и окуневых рыб. В связи с этим отмечают и более низкие показатели плотности рыб в летний период 2021 г. по сравнению с 2007 г. Дополнительно установлено (Fitzgerald et al. 2017), что при больших залитых площадях поймы в условиях более высокого уровня воды для рыб снижается негативное влияние конкуренции и хищничества на их выживаемость, что в свою очередь

также объясняет более высокие показатели плотности рыб в летний период 2007 г.

При этом как в 2021 г., так и в 2007 г. высокая численность и соответственно плотность рыб в летне-осенний период при рассмотрении годовой динамики обусловлена снижением уровня воды в залитой пойме и выходом большого количества рыб, преимущественно молоди карповых и окуневых видов рыб из поймы в основное русло реки. Данная закономерность дополнительно подтверждает мнение о том, что пойменные речные системы являются одними из самых продуктивных водных экосистем (Van de Wolfshaar et al. 2011; Batzer et al. 2017), но при этом экологически наиболее уязвимыми. В свою очередь снижение показателя плотности рыб в период ледового покрытия на исследуемом участке реки объясняется повышенной смертностью рыб в этот период времени года, поскольку особи рыб, а особенно мелкоразмерная молодь, характеризуются на этом этапе повышенной смертностью (Mochek et al. 2019; Biro et al. 2021), которая связана с такими факторами как пресс хищников, низкие температуры и повышенные траты накопленных липидов. Дополнительно стоит отметить, что в зимний период рыбное население менее активно перемещается в водотоке (Hurst 2007), этот сезон года традиционно считается периодом покоя (Sutton et al. 2021) — у организмов снижается активность метаболизма, в связи с этим частично затруднена регистрация рыб в прибрежных и придонных неоднородностях рельефа.

Влияние таких абиотических факторов, как температура и уровень воды на численность рыб, существенно, т. к. показано (Fernandes 1997), что при значительном изменении физических условий среды отмечают динамику распределения рыб: при подъеме уровня воды и температуры — рыбы мигрируют через притоки на нагул и нерест в пойменную часть реки (Van de Wolfshaar et al. 2011; Górski et al. 2010), а также рассредоточиваются и в главном русле (Stoffels et al. 2022), с падением уровня вод и температуры — они скатываются вновь в основное русло для дальнейшего нагула и зимовки (Mochek et al. 2015; Van de Wolfshaar et al. 2011). В результате статистического анализа показано, что для карповых одними из главных влияющих факторов являются температура и уровень воды; для групп окуневых, щучковых и сиговых доминирующим фактором, влияющим на их плотность, является численность их кормовых объектов: карповые, карповые и окуневые рыбы соответственно (Решетников 2002; Копосов, Смирнов 2017). Для группы осетровых и налимовых рыб установлено, что главным фактором, влияющим на их численность на участке русловой ямы, из рассматриваемых факторов является уровень воды.

Построение регрессионной модели динамики общей плотности рыб показало, что преобладающим фактором среды, влияющим на рассматриваемый показатель на участке ямы в русле реки, является именно температура воды. Для некоторых таксономических групп (карповые, налимовые и осетровые рыбы) уровень воды в акватории руслового участка реки является дополнительным или единственным фактором, влияющим на их плотность, при этом стоит отметить, что фактор уровня воды именно в поймах рек считают (Baumgartner et al. 2019; Wang et al. 2019; Jin et al. 2019) основной движущей силой динамики сообществ гидробионтов, т. е. в определенной мере изменение уровня залития поймы и наличия связи с рекой также оказывает влияние на динамику плотности рыб в русле реки. Мутность как один из факторов среды имеет высокую прямую

статистически значимую корреляционную связь как с температурой, так и с уровнем воды, при этом в регрессионном анализе отмечается его мультиколлинеарность с температурой и уровнем воды, что, по всей видимости, может отражать в какой-то малой степени его совместное, но не отдельное действие, влияющее на изменение плотности рыб в акватории русловой ямы.

Заключение

Таким образом, показано, что главным фактором, влияющим на плотность рыб в русловой зимовальной яме в годовой динамике, является температура воды. При значительно меняющихся условиях среды обитания между сезонами года динамика плотности и таксономической структуры рыбного населения в акватории русловой ямы отражает пространственные перемещения рыб, связанные с их миграциями как в само русло реки, так и в ее пойменную часть. При рассмотрении динамики отдельных таксономических групп выявлен ряд особенностей: для группы карповых рыб дополнительно вместе с фактором температуры определенную долю влияния на их плотность оказывает и фактор уровня воды.

Для группы хищников — окуневых, щучковых и сиговых рыб — главным фактором является плотность добычи (карповые и окуневые рыбы), для группы донных рыб (осетровых и налимовых) единственным влияющим из исследуемых факторов является уровень воды. Полученные регрессионные модели изменения плотности рыб в русловой яме и установленные воздействующие факторы, влияющие как на общую плотность рыб, так и на их отдельные таксономические группы, отражают сложную систему взаимодействия факторов среды и взаимоотношений рыб в системе хищник-жертва в структуре рыбного населения исследуемого участка реки при варьирующих экологических факторах: опосредованное воздействие экологических факторов среды через изменение плотности мирных рыб может оказывать влияние на изменение плотности группы хищных рыб.

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке темы фундаментальных научных исследований «Влияние абиотических и биотических факторов на закономерности миграций рыб, их распределение и инвазированность паразитами в пойменно-руслевом комплексе экосистемы реки Иртыш» (FUUM-2022-0003).

Funding

The work was financially supported by the theme of fundamental scientific research "The influence of abiotic and biotic factors on the patterns of fish migration, their distribution and degree of invasion by parasites in the floodplain-channel complex of the Irtysh River ecosystem" (FUUM-2022-0003).

Литература

- Алдохин, А. С., Чемагин, А. А. (2018) Использование гидроакустического оборудования в период ледового покрытия водоемов. *Вестник Астраханского государственного технического университета*, т. 66, № 2, с. 84–89. <https://doi.org/10.24143/1812-9498-2018-2-84-89>
- Борисенко, Э. С. (2013) *Гидроакустические исследования распределения рыб в пойменно-руслевой системе Нижнего Иртыша. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. М., ИПЭЭ РАН, 28 с.
- Копосов, А. Е., Смирнов, А. А. (2017) Биология нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) среднего течения реки Колыма в границах Магаданской области. *Вопросы рыболовства*, т. 18, № 2, с. 163–175.
- Решетников, Ю. С. (ред.). (2002) *Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т. 1*. М.: Наука, 379 с.
- Юданов, К. И., Калихман, И. Л., Теслер, В. Д. (1984) *Руководство по проведению гидроакустических съемок*. М.: Изд-во ВНИРО, 1124 с.
- All rivers. Уровень воды онлайн*. (2021) [Электронный ресурс]. URL: <https://allrivers.info/> (дата обращения 25.11.2021).
- Batzer, D. P., Noe, G. B., Lee, L., Galatowitsch, M. (2017) Floodplain continuum for atlantic coast rivers of the Southeastern US: Predictable changes in floodplain biota along a river's length. *Wetlands*, vol. 38, no. 1, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13157-017-0983-4>
- Baumgartner, M. T., De Oliveira, A. G., Agostinho, A. A., Gomez, L. C. (2018) Fish functional diversity responses following flood pulses in the upper Paraná River floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 27, no. 4, pp. 910–919. <https://doi.org/10.1111/eff.12402>
- Biro, P. A., Post, J. R., Beckmann, C. (2021) Autumn lipid reserves, overwinter lipid depletion, and high winter mortality of rainbow trout in experimental lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 78, no. 6, pp. 738–743. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0276>
- Borisenko, E. S., Degtev, A. I., Mochek, A. D. et al (2006) Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh Basin. *Journal of Ichthyology*, vol. 46, no. 2, pp. S227–S234.
- Fernandes, C. C. (1997) Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 6, no. 1, pp. 36–44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1997.tb00140.x>
- Fitzgerald, D. B., Winemiller, K. O., Sabaj Pérez, M. H., Sousa, L. M. (2017) Seasonal changes in the assembly mechanisms structuring tropical fish communities. *Ecology*, vol. 98, no. 1, pp. 21–31. <https://doi.org/10.1002/ecy.1616>
- Górski, K., Winter, H. V., De Leeuw, J. J. et al. (2010) Fish spawning in a large temperate floodplain: The role of flooding and temperature. *Freshwater Biology*, vol. 55, no. 7, pp. 1509–1519. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02362.x>
- Hurst, T. P. (2007) Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*, vol. 71, no. 2, pp. 315–345. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01596.x>
- Jin, B.-S., Winemiller, K. O., Shao, B. et al. (2019) Fish assemblage structure in relation to seasonal environmental variation in sub-lakes of the Poyang Lake floodplain, China. *Fisheries Management and Ecology*, vol. 26, no. 2, pp. 131–140. <https://doi.org/10.1111/fme.12333>
- Mochek, A. D., Borisenko, E. S., Pavlov, D. S. et al (2015) Factors affecting the distribution of fish during receding flood in lower Irtysh: Effects of water level and diurnal cycle. *Annales de Limnologie — International Journal of Limnology*, vol. 51, no. 2, pp. 89–100. <https://doi.org/10.1051/limn/2015003>
- Mochek, A. D., Borisenko, E. S., Pavlov, D. S. (2019) Winter fish distribution in the riverbed depression in the Irtysh River. *Journal of Ichthyology*, vol. 59, no. 3, pp. 352–357. <https://doi.org/10.1134/S0032945219030123>
- Mogdans J. (2019) Sensory ecology of the fish lateral-line system: Morphological and physiological adaptations for the perception of hydrodynamic stimuli. *Journal of Fish Biology*, vol. 95, no. 1, pp. 53–72. <https://doi.org/10.1111/jfb.13966>

- Nakayama, S., Doering-Arjes, P., Linzmaier, S. et al. (2018) 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*, vol. 27, no. 3, pp. 798–812. <https://doi.org/10.1111/eff.12393>
- Pavlov, D. S., Mochek, A. D., Borisenko, E. S. et al. (2006) Biological significance of the Gornoslinkinskaya riverbed depression in the Irtysh. *Journal of Ichthyology*, vol. 46, no. 2, pp. 125–133. <https://doi.org/10.1134/s0032945206110026>
- Probst, W. N., Stoll, S., Peters, L. et al. (2009) Lake water level increase during spring affects the breeding success of bream *Abramis brama* (L.). *Hydrobiologia*, vol. 632, no. 1, pp. 211–224. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9842-5>
- Stoffels, R. J., Humphries, P., Bond, N. R., Price, A. E. (2022) Fragmentation of lateral connectivity and fish population dynamics in large rivers. *Fish and Fisheries*, vol. 23, no. 3, pp. 680–696. <https://doi.org/10.1111/faf.12641>
- Sutton, A. O., Studd, E. K., Fernandes, T. et al. (2021) Frozen out: Unanswered questions about winter biology. *Environmental Reviews*, vol. 29, no. 4, pp. 431–442. <https://doi.org/10.1139/er-2020-0127>
- Thayer, D., Ruppert, J. L. W., Watkinson, D. et al. (2017) 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*, no. 10, pp. 194–205. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.008>
- Van de Wolfshaar, K. E., Middelkoop, H., Addink, E. et al. (2011) Linking flow regime, floodplain lake connectivity and fish catch in a large river-floodplain system, the Volga–Akhtuba floodplain (Russian Federation). *Ecosystems*, vol. 14, no. 6, pp. 920–934. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9457-3>
- Walton-Rabideau, S. E., Ledee, E. J. I., Leblanc, J. P. et al. (2019) Spatiotemporal ecology of juvenile Muskellunge (*Esox masquinongy*) and Northern Pike (*Esox lucius*) in upper St. Lawrence River nursery bays during their inaugural fall and winter. *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 29, no. 2, pp. 346–363. <https://doi.org/10.1111/eff.12519>
- Wang, C., Jiang, Z., Zhou, L. et al. (2019) A functional group approach reveals important fish recruitments driven by flood pulses in floodplain ecosystem. *Ecological Indicators*, vol. 99, pp. 130–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.12.024>

References

- Aldokhin, A. S., Chemagin, A. A. (2018) Ispol'zovaniye gidroakusticheskogo oborudovaniya v period ledovogo pokrytiya vodoyemov [Using sonar equipment during the period of ice formation on water basins]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta — Bulletin of the Astrakhan State Technical University*, vol. 66, no. 2, pp. 84–89. <https://doi.org/10.24143/1812-9498-2018-2-84-89>. (In Russian)
- All rivers. Uroven' vody onlajn [All rivers. Water level online]. (2021) [Online]. Available at: <https://allrivers.info/> (accessed 25.11.2021). (In Russian)
- Batzer, D. P., Noe, G. B., Lee, L., Galatowitsch, M. (2017) Floodplain continuum for atlantic coast rivers of the Southeastern US: Predictable changes in floodplain biota along a river's length. *Wetlands*, vol. 38, no. 1, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13157-017-0983-4> (In English)
- Baumgartner, M. T., De Oliveira, A. G., Agostinho, A. A., Gomez, L. C. (2018) Fish functional diversity responses following flood pulses in the upper Paraná River floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 27, no. 4, pp. 910–919. <https://doi.org/10.1111/eff.12402> (In English)
- Biro, P. A., Post, J. R., Beckmann, C. (2021) Autumn lipid reserves, overwinter lipid depletion, and high winter mortality of rainbow trout in experimental lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 78, no. 6, pp. 738–743. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0276> (In English)
- Borisenko, E. S., Degtev, A. I., Mochek, A. D. et al. (2006) Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh Basin. *Journal of Ichthyology*, vol. 46, no. 2, pp. S227–S234. (In English)
- Borisenko, E. S. (2013) *Gidroakusticheskie issledovaniya raspredeleniya ryb v pojmenno-ruslovoj sisteme Nizhnego Irtysha [Hydroacoustic studies of the distribution of fish in the floodplain-channel system of the Lower Irtysh]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 28 p. (In Russian)
- Fernandes, C. C. (1997) Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 6, no. 1, pp. 36–44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1997.tb00140.x> (In English)
- Fitzgerald, D. B., Winemiller, K. O., Sabaj Pérez, M. H., Sousa, L. M. (2017) Seasonal changes in the assembly mechanisms structuring tropical fish communities. *Ecology*, vol. 98, no. 1, pp. 21–31. <https://doi.org/10.1002/ecy.1616> (In English)
- Górski, K., Winter, H. V., De Leeuw, J. J. et al. (2010) Fish spawning in a large temperate floodplain: The role of flooding and temperature. *Freshwater Biology*, vol. 55, no. 7, pp. 1509–1519. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02362.x> (In English)

- Hurst, T. P. (2007) Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*, vol. 71, no. 2, pp. 315–345. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01596.x> (In English)
- Jin, B.-S., Winemiller, K. O., Shao, B. et al. (2019) Fish assemblage structure in relation to seasonal environmental variation in sub-lakes of the Poyang Lake floodplain, China. *Fisheries Management and Ecology*, vol. 26, no. 2, pp. 131–140. <https://doi.org/10.1111/fme.12333> (In English)
- Koposov, A. E., Smirnov, A. A. (2017) Biologiya nel'my *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) srednego techeniya reki Kolyma v granitsakh Magadanskoy oblasti [Biology of the white salmon *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) of the middle reaches of the Kolyma River within the boundaries of the Magadan region]. *Fisheries Issues*, vol. 18, no. 2, pp. 163–175. (In Russian)
- Mochev, A. D., Borisenko, E. S., Pavlov, D. S. et al. (2015) Factors affecting the distribution of fish during receding flood in lower Irtysh: Effects of water level and diurnal cycle. *Annales de Limnologie — International Journal of Limnology*, vol. 51, no. 2, pp. 89–100. <https://doi.org/10.1051/limn/2015003> (In English)
- Mochev, A. D., Borisenko, E. S., Pavlov, D. S. (2019) Winter fish distribution in the riverbed depression in the Urtysh River. *Journal of Ichthyology*, vol. 59, no. 3, pp. 352–357. <https://doi.org/10.1134/S0032945219030123> (In English)
- Mogdans J. (2019). Sensory ecology of the fish lateral-line system: Morphological and physiological adaptations for the perception of hydrodynamic stimuli. *Journal of Fish Biology*, vol. 95, no. 1, pp. 53–72. <https://doi.org/10.1111/jfb.13966> (In English)
- Nakayama, S., Doering-Arjes, P., Linzmaier, S. et al. (2018) 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*, vol. 27, no. 3, pp. 798–812. <https://doi.org/10.1111/eff.12393> (In English)
- Pavlov, D. S., Mochev, A. D., Borisenko, E. S. et al. (2006) Biological significance of the Gornoslinskaya riverbed depression in the Irtysh. *Journal of Ichthyology*, vol. 46, no. 2, pp. 125–133. <https://doi.org/10.1134/s0032945206110026> (In English)
- Probst, W. N., Stoll, S., Peters, L. et al (2009) Lake water level increase during spring affects the breeding success of bream *Abramis brama* (L.). *Hydrobiologia*, vol. 632, no. 1, pp. 211–224. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9842-5> (In English)
- Reshetnikov, Yu. S. (ed.). (2002) *Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of freshwater fishes of Russia]: In 2 vols. Vol. 1.* Moscow: Nauka Publ., 379 p. (In Russian)
- Stoffels, R. J., Humphries, P., Bond, N. R., Price, A. E. (2022) Fragmentation of lateral connectivity and fish population dynamics in large rivers. *Fish and Fisheries*, vol. 23, no. 3, pp. 680–696. <https://doi.org/10.1111/faf.12641> (In English)
- Sutton, A. O., Studd, E. K., Fernandes, T. et al. (2021) Frozen out: Unanswered questions about winter biology. *Environmental Reviews*, vol. 29, no. 4, pp. 431–442. <https://doi.org/10.1139/er-2020-0127> (In English)
- Thayer, D., Ruppert, J. L. W., Watkinson, D. et al. (2017) 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*, no. 10, pp. 194–205. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.008> (In English)
- Van de Wolfshaar, K. E., Middelkoop, H., Addink, E. et al. (2011) Linking flow regime, floodplain lake connectivity and fish catch in a large river-floodplain system, the Volga–Akhtuba floodplain (Russian Federation). *Ecosystems*, vol. 14, no. 6, pp. 920–934. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9457-3> (In English)
- Walton-Rabideau, S. E., Ledee, E. J. I., Leblanc, J. P. et al. (2019) Spatiotemporal ecology of juvenile Muskellunge (*Esox masquinongy*) and Northern Pike (*Esox lucius*) in upper St. Lawrence River nursery bays during their inaugural fall and winter. *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 29, no. 2, pp. 346–363. <https://doi.org/10.1111/eff.12519> (In English)
- Wang, C., Jiang, Z., Zhou, L. et al. (2019) A functional group approach reveals important fish recruitments driven by flood pulses in floodplain ecosystem. *Ecological Indicators*, vol. 99, pp. 130–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.12.024> (In English)
- Yudanov, K. I., Kalikhman, I. L., Tesler, V. D. (1984) *Rukovodstvo po provedeniyu gidroakusticheskikh s'yemok [Guidelines for conducting hydroacoustic surveys]*. Moscow: Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 1124 p. (In Russian)

Для цитирования: Волосников, Г. И., Чемагин, А. А. (2022) Годовая динамика плотности и таксономического состава рыбного населения русловой ямы (влияние факторов). *Амурский зоологический журнал*, т. XIV, № 3, с. 457–468. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-457-468>

Получена 13 июля 2022; прошла рецензирование 29 августа 2022; принята 5 сентября 2022.

For citation: Volosnikov, G. I., Chemagin, A. A. (2022) Factors affecting the annual dynamics of density and taxonomical composition of the fish population in a riverbed depression. *Amurian Zoological Journal*, vol. XIV, no. 3, pp. 457–468. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-457-468>

Received 13 July 2022; reviewed 29 August 2022; accepted 5 September 2022.