

УДК 597.5.591.5

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В ЛИМНИЧЕСКИХ И ЛОТИЧЕСКИХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ (ОБЗОР)

© 2021 г. А. Д. Мочек^а, *, Д. С. Павлов^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: amochek@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.09.2020 г.

После доработки 29.09.2020 г.

Принята к публикации 05.10.2020 г.

Распределение рыб в водных объектах определяется комплексом абиотических и биотических факторов среды, большинство из которых универсально повсеместно воздействует на процесс распределения рыб в водоемах и водотоках. В то же время только некоторые внешние факторы — прежде всего, течение и в ряде случаев температура — носят специфичный, свойственный определенным типам водных объектов, характер. Распределение рыб представляет собой динамичный процесс, причем повсеместно наблюдаются его суточная и сезонная цикличность.

Ключевые слова: распределение рыб, лимнические и лотические водоемы, факторы среды, цикличность активности, кочевки и миграции рыб

DOI: 10.31857/S032096522102011X

ВВЕДЕНИЕ

Распределение рыб отражает их местоположение и перемещение в водоеме, определяется комплексом врожденных и приобретенных поведенческих реакций в форме локальных кочевков и протяженных миграций, а также биотопическими предпочтениями.

Известно, что все многообразие пресноводных объектов можно разделить на два типа: с низким уровнем водообмена — лимнические (водоемы — озера, водохранилища, пруды) и с высоким — лотические (водотоки — реки, ручьи). Лимнические условия определяются низкими скоростями течения и отсутствием их постоянного вектора. На акватории глубоких лимнических водных объектов в теплый период года наблюдается вертикальная стратификация температуры, содержания кислорода и других веществ, а на участках впадения рек формируется высокая мутность.

Лотические условия определяются высокими значениями скоростей течения, постоянным вектором потока; из-за турбулентности и перемешивания в них отсутствует стратификация температуры, содержания кислорода и т.д., а в ряде случаев наблюдается высокая мутность воды. В лотических условиях распределение рыб главным образом связано с особенностями проявления их реореакции, а на акватории стратифицированных лимнических водных объектов в летний период во многом определяется их термопреферендумом.

Интерес к особенностям распределения рыб существует давно и не ослабевает в наши дни. Успешность рыбохозяйственных мероприятий существенно зависит от точности результатов исследований по распределению объектов лова или культивирования. Многочисленные статьи и книги содержат сведения натуралистов о пространственном распределении рыб. Представляя безусловный познавательный интерес, такие работы не содержат количественных данных и соответственно корректной научной информации.

Вместе с тем обобщения по распределению рыб в научной литературе носят преимущественно отрывочный, попутный характер, а специальные работы относятся к конкретным водным объектам. Публикаций, содержащих сведения общего характера, крайне мало (Мартинсен, 1937; Нунес, 1970; Поддубный, 1971; Павлов, Пахоруков, 1983; Welcomme, 1985; Поддубный, Малинин, 1988; Павлов, Скоробогатов, 2014; Gerasimov et al., 2019a и др.). Исследования по сравнительному анализу особенностей распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах в известной нам литературе отсутствуют.

Настоящая работа представляет собой аналитический обзор многолетних исследований авторов, с привлечением данных литературы по распределению рыб в пресноводных водоемах разного типа.

Цель работы — сопоставить важнейшие абиотические факторы, влияющие на распределение

рыб в лимнических и лотических водных объектах, и на основе сравнительного анализа выявить их универсальные и специфичные особенности. При этом показать методические приемы для исследований распределения рыб в водоемах и водотоках разного типа и найти закономерности распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах.

Распределение рыб представляет собой полифункциональную адаптацию, а характер этого динамичного процесса определяется многоплановым влиянием среды. В настоящей работе рассматривается воздействие абиотических факторов на распределение рыб без анализа их оборотительно-пищевого поведения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эмпирические результаты и количественные данные по распределению рыб, приведенные авторами, прошли необходимую обработку, первичный анализ и пригодны для сравнения распределения рыб в водоемах и водотоках лимнического и лотического типов. Эти данные основываются на материалах многочисленных публикаций авторов по различным водным системам (Мочек, 1979, 1987; Павлов, 1979; Мочек и др., 1981, 1993а, 1993б, 2011, 2015, 2017–2019; Павлов, Пахоруков, 1983; Поддубный, Малинин, 1988; Павлов и др., 1991; 2007; 2009, 2010; Павлов, Мочек, 2006; 2009; Pavlov et al., 2008–2011; Павлов, Скоробогатов, 2014 и др.). Авторы изучали распределение рыб на следующих акваториях: озера – Глубокое (бассейн р. Волги), Укинское, Арынное (бассейн р. Иртыш), Яринакоча (бассейн р. Укаяли); водохранилища – Ивановское, Волгоградское, Цимлянское (бассейн р. Волга), Ивита (бассейн р. Укаяли); крупные реки – Волга, Иртыш; малая р. Нешуя (бассейн р. Укаяли); протоки – реки Варпак, Уки (бассейн р. Иртыш). Порядок проведения исследований на указанных водоемах и водотоках, конкретное применение различных методов и полученные результаты представлены в вышеуказанных публикациях.

В мировой практике методические приемы исследований распределения рыб в природных водных объектах включают широкое применение рыболовных методов, гидроакустических и телеметрических систем, разнообразных способов визуальных наблюдений. Использование определенных методических приемов в тематических исследованиях носит дифференцированный характер и обусловлено целевыми установками работы, природными условиями водоема или водотока, особенностями жизненного цикла изучаемых объектов.

Распределение рыб изучали с помощью активных и пассивных орудий лова – тралов, закидных

неводов, плавных сетей, буксируемых ихтиопланктонных и мальковых ловушек, ставных сетей, подводных наблюдений. Широкое применение в наших работах нашел высокопроизводительный дистанционный метод гидроакустического зондирования акваторий. Современные гидроакустические системы и программы обработки полученных данных (Панкор, Неткор – “Промгидроакустика”, Россия; Еу-М, FSS-3300 – “Symrad”, Норвегия) позволили выявить состав и распределение рыбного населения на акваториях, ранее недоступных для подобных исследований.

Распределение рыб в лимнических водных объектах

В озерах и водохранилищах, распределение рыб представляет собой динамичный процесс, зависящий от геоморфологии водоемов, особенностей гидрографии и гидрологии, термической стратификации пелагиали, смены сезонов и суточного хода освещенности, развития макрофитов и других элементов биотопической гетерогенности (Щербаков, 1967; Базаров 2007а; 2007б; Мочек и др., 2017 и др.). Вместе с тем средообразующая роль транзитного течения в таких водоемах минимальна.

Суточная ритмика распределения. В глубоководных водоемах прибрежные зоны с гетерогенным ландшафтом занимают малую часть водоема, но днем осваиваются рыбами в наибольшей степени. В густых зарослях макрофитов, на литорали и сублиторали озер в это время суток находят укрытия и пищу многие Cyprinidae, Percidae, Esocidae. На открытые удаленные от берега акватории озер рыбы массово кочуют ночью.

Так, по нашим данным, днем в оз. Укинское (глубина 10 м) большинство рыб сосредоточено среди макрофитов на мелководье, а на открытых участках акватории (эпипелагиали и пелагиали) обнаружено сравнительно небольшое их количество. Ночью открытая часть озера интенсивно осваивается рыбами, откочевавшими из литорали и придонных горизонтов (табл. 1). Выявлено круглосуточное преобладание рыб в толще воды, сравнительно с приповерхностными горизонтами. У берегов и на обширных зарослевых участках водоема днем размещается преимущественно молодь, а пелагическое глубоководье водоема осваивают половозрелые особи леща (*Adramis brama* L.), окуня (*Perca fluviatilis* L.), ерша (*Gymnocephalus cernuus* L.), плотвы (*Rutilus rutilus* L.), язя (*Leuciscus idus* L.).

В оз. Глубокое (глубина ≤ 30 м) большинство рыб (плотва, окунь, лещ, щука (*Esox lucius* L.)) разного возраста (Щербаков, 1967; Бойкова, 1987; Дгебуадзе, Скоморохов, 2002) концентрируется днем на литорали и сублиторали (Мочек и др.,

2015). В сумеречно-ночное время эти рыбы кочуют из прибрежья на открытые пространства водоема. Кроме того, в эпипелагиаль и пелагиаль поднимаются особи из придонных скоплений (Мочек и др., 2015; 2017, 2018). Днем численность скоплений в пелагиали озера сравнительно не велика (до 250 тыс. экз.), и рыбы, преимущественно плотва, формируют стаи. В сумеречно-ночное время плотва массово (>500 тыс. экз.) перемещается в пелагиаль, где распределяется в дисперсной форме (рис. 1).

Определяющим фактором суточной динамики распределения рыб на акватории большинства глубоководных озер наряду с другими абиотическими условиями является освещенность, а составным компонентом распределения рыб – их суточные локальные перемещения – кочевки, горизонтальные и вертикальные. С наступлением ночи происходит пространственное расширение акватории, занятой скоплениями. Такое рассредоточение свойственно большинству стайных рыб (Радаков, 1972).

В оз. Яринакоча (глубина ~20 м) на литоральных акваториях днем концентрируются *Prochilodus*, *Potamorhina*, *Curimata*, *Pellona*, *Hipophthalmus*, *Plagioscion*, а также наиболее многочисленные зарослевые рыбы семейств Characidae, Cichlidae. В профундали озера днем размещаются Pimelodidae и Doradidae. Вечером большинство массовых рыб покидают места дневного пребывания (литораль и профундаль), перемещаясь главным образом в пелагиаль. Утром происходят возвратные кочевки рыб на литораль и в профундаль (Мочек и др., 1993б).

На акватории мелководных озер суточное распределение рыб носит своеобразный характер из-за невозможности вертикальных кочевков. В этих озерах рыбы могут перемещаться лишь в горизонтальном направлении – из прибрежных зарослей макрофитов на открытые акватории вечером и в

Таблица 1. Обилие рыб на акватории оз. Уки в разное время суток

Горизонт	Численность, тыс. экз.	Плотность, экз./га
Эпипелагиаль	174	334.8
	312	601.8
Пелагиаль	1027	1975.9
	1937	3725.8

Примечание. Над чертой – день, под чертой – ночь.

обратном направлении утром (Павлов и др., 2010). Максимальная глубина оз. Арынное ≤3 м, термоклин здесь не образуется. Рыбное население численностью ~30 тыс. экз. представляют резиденты – золотой и серебряный карась (*Carassius gibelio* Bloch, *C. carassius* L.), ротан (*Percottus glenii* Dybowski), а также сезонные вселенцы из р. Иртыш – лещ, язь, плотва, окунь, щука и судак (*Sander lucioperca* L.). Большинство рыб днем концентрируется у прибрежных густых зарослей макрофитов, а ночью откочевывает на открытые акватории, образуя в это время скопления средней плотностью 2218 экз./га.

Сезонное распределение рыб. Согласно результатам гидроакустических съемок, озерные рыбы осваивают водную толщу водоема почти по всей глубине. Исключение составляют холодолюбивые виды, например, широко известная ряпушка (*Coregonus albula* L.) в оз. Плещеево (Буторин и др., 1986). Такие рыбы предпочитают низкотемпературные придонные горизонты.

Наиболее контрастные сезонные изменения распределения рыб наблюдаются в подледный период. В это время распределение рыб определяется гомотермией водной толщи, кислородной обеспеченностью различных слоев, особенностями оборонительно-пищевых отношений гидробионтов (Щербаков, 1967; Eckmann, 1995 и др.).

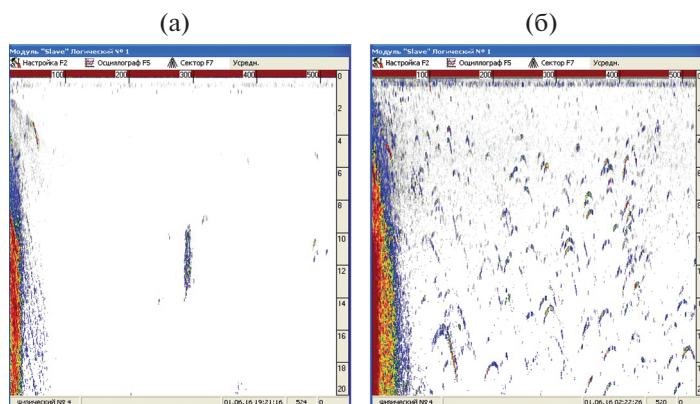


Рис. 1. Регистрация рыб с помощью эхолота в пелагиали оз. Глубокое: а – дневная стая, б – ночное рассредоточение (по: Мочек и др., 2017).

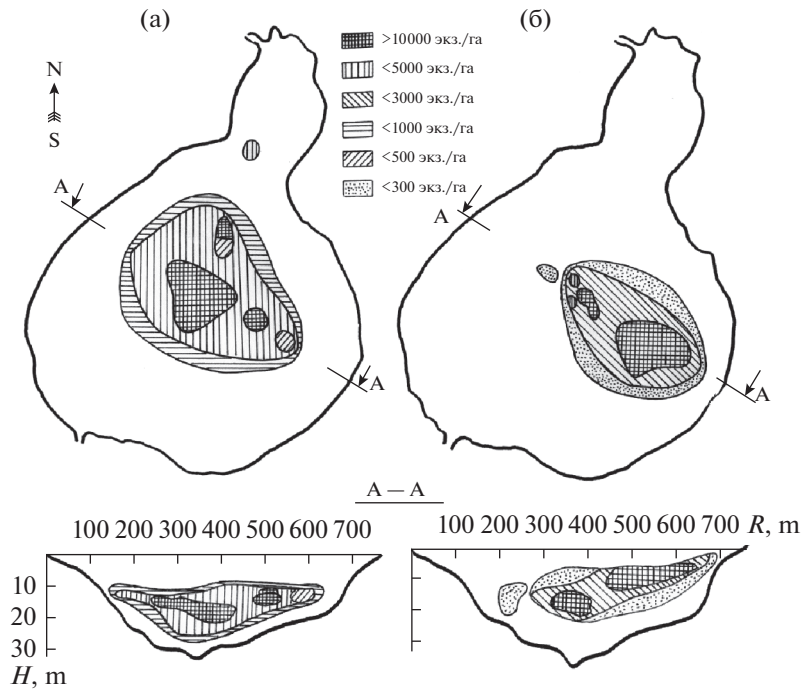


Рис. 2. Подледное распределение рыб в оз. Глубокое (по: Павлов и др., 1991): а – день, б – ночь; $\Delta-\Delta$ – ось условного сечения в латеральной проекции; H , м – глубина (м), R , м – расстояние от берега (м).

Характерная черта подледного распределения рыб в озерах – образование плотных скоплений на фоне сохранения суточной ритмики их вертикальных кочевок (Павлов и др., 1991; Presnyakov, Borisenko, 1993; Eckmann, 1995; Jurvelius, Marjoma, 2008). Зимние скопления рыб в озере формируют своеобразные ядра в различных горизонтах пелагиали (рис. 2). Следует учитывать, что литоральная зона лимнических водоемов зимой часто промерзает и становится малопригодной для активных гидробионтов. По этой причине с ледоставом многие рыбы в озерах осваивают глубоководные участки.

Распределение рыб в лотических водных объектах

На акватории рек и ручьев рыбное население концентрируется в определенных экологических зонах, причем биотопическое предпочтение различных видов весьма пластично и закономерно меняется в связи с конкретной экологической ситуацией. Наиболее контрастные, но обратимые изменения распределения рыб происходят в связи с суточным ходом освещенности и сезонными изменениями окружающей среды.

Суточная динамика распределения. Днем в лотических водных объектах умеренной зоны России абсолютное большинство туводных рыб (Cyprinidae, Percidae, Esocidae), предпочитает гетерогенные биотопы – рипаль и затишные участки водотоков за островами и косами, заливы и пово-

роты русла (Мартинсен, 1937; Павлов, 1979; Поддубный, Малинин, 1988; Gerasimov et al., 2019a, 2019b). В пределах основного ложа реки на неоднородной поверхности дна круглосуточно можно наблюдать относительно немногочисленных рыб, в том числе из семейств Percidae, Cottidae, Siluridae, Pimelodidae, Gadidae. Кроме того, в различное время суток по стрежню реки и открытым участкам прибрежья перемещаются нерестовые производители рыб семейств Acipenseridae, Clupeidae, Salmonidae, а ночью с основным потоком скатывается молодь большинства речных видов рыб (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014). В целом характер распределения рыб на водотоках основывается на этологических механизмах дневного предпочтения гетерогенных биотопов – дно и прибрежье, с минимальными скоростями течения, при одновременном избегании однородной водной толщи (Meek, 1916; Jones, 1968; McCleave, 1984; Welcomme, 1985). Эти закономерности распределения на водотоках присущи большинству фоновых рыб, населяющих реки различных водных бассейнов (Мочек и др., 1981, 1993a; Павлов и др., 2007; Павлов, Мочек, 2009).

Вместе с тем видовые биотопические предпочтения у большинства рыб разнообразны, причем в определенных условиях представители отдельных видов могут демонстрировать предпочтение различных стаций. Так, при высокой скорости течения некоторые русловые рыбы, в частности

судак, располагаются у дна, используя особенности микрорельефа (Кузищин и др., 2018).

Широко известно, что лотические водные объекты, в первую очередь крупные реки, представляют собой миграционные пути для многих рыб. Миграции рыб являются полифункциональной адаптацией. Маршруты нерестовых перемещений производителей и последующего ската молоди включают различные отделы речной системы. Детальное описание миграций рыб, в том числе маршрутов, ритмики, биологических предпосылок их перемещений представляют собой предмет фундаментальных тематических обобщений (Welcomme, 1985; Павлов, 1997; Павлов, Скоробогатов, 2014 и др.) и в настоящей работе подробно не рассматриваются.

Нерестовые мигранты и покатные производители в зависимости от их видовой принадлежности, экологического и физиологического статуса, гидравлической структуры течения, освещенности и климатических условий перемещаются в различных горизонтах речного потока на свету, в темноте или круглосуточно. Так, осетровые (*Acipenser*) р. Волга при нерестовых миграциях придерживаются дна реки и придонных слоев, сельдевые (*Caspialosa*) мигрируют в приповерхностном горизонте, карповые – лещ перемещается главным образом в поверхностных слоях, а вобла (*Rutilus caspicus* Yakovlev) – у дна (Павлов, 1979). Маршруты нерестовых мигрантов проходят в широком диапазоне скоростей потока от крейсерских до максимальных значений для реореакции рыб. Покатные миграции ранней молоди Cyprinidae наиболее интенсивно происходят в сумеречное время при скоростях потока, превышающих критические скорости течения для личинок и мальков, и локализованы в пределах миграционных биотопов водотока (Павлов, 1979; Павлов, и др. 2011; Павлов, Скоробогатов, 2014).

Особый характер имеет распределение рыб на акватории крупных русловых ям. Экологическое значение таких участков реки не исчерпывается зимовальной функцией (Иоганзен, 1972). В период постоянного размещения здесь скоплений рыб с различным экологическим статусом в их сообществе формируется система оборонительно-трофических взаимодействий. В том числе наблюдается суточная и сезонная динамика распределения рыб, обусловленная их кочевками и миграциями (Pavlov et al., 2011; Мочек и др., 2019).

С наступлением ночи происходит общее перераспределение рыб по экологическим зонам реки. Взрослые рыбы, как “мирные”, так и хищные, массово покидают рипаль и откочевывают в медиаль на пелагические пространства реки. Утром многие активные с высокой плавательной способностью гидробионты возвращаются в прибрежье. Ранняя молодь рыб днем придерживается рипали,

но со снижением освещенности вечером активно выходит на поток, где происходит их покатная миграция (Павлов и др., 2007; Кириллов и др., 2018; Павлов и др., 2019а, 2019б). В результате наблюдается массовый скат молоди – расселение миграционной части популяции в пределах ареала. Вместе с тем значительная часть резидентной молоди остается в прибрежье, где происходит ее дальнейшее развитие (Павлов и др., 2007).

Важным фактором, определяющим суточный ритм распределения рыб в водотоках, является мутность/прозрачность воды. Низкая прозрачность меняет условия зрительной ориентации, и, как следствие, служит причиной изменения ритмики активности и направленности перемещений рыб.

Сезонное распределение рыб, роль русловых ям.

В различные сезоны наглядно проявляются существенные изменения пространственного размещения рыб и плотности их скоплений (Gerashimov et al., 2019b). Наиболее заметные изменения распределения рыб на водотоках в средних и высоких широтах наблюдаются с наступлением зимы и образованием льда. В зависимости от гидравлических параметров водотока зимнее распределение рыб приобретает особенные черты. Так, в малых реках льдообразование является критическим фактором для выживания молоди лососевых (Salmonidae), особенно вследствие образования донного льда. Поэтому зимой рыбы в таких водотоках предпочитают участки с малой степенью промерзания (Brown, 1999; Stickler et al., 2006; Huusko et al., 2007; Stickler, 2008; Brown et al., 2011).

В крупных реках излюбленными местами зимовки рыб служат русловые ямы (Никольский, 1963; Иоганзен, 1972; Павлов, Мочек, 2006). Зимой рыбное население таких участков реки концентрируется в приповерхностных горизонтах водной толщи (Мочек и др., 2019). На протяжении зимы происходят изменения плотности, численности, размерного состава и местоположения скоплений рыб (рис. 3). Максимальная их концентрация на яме формируется в начале зимы, однако, на протяжении всего подледного сезона плотность скопления постепенно уменьшается, достигая минимума весной. В первую половину зимы на акватории ямы численность рыб максимальна, но в конце зимы она уменьшается в два раза. Вероятно, к весне значительное количество молоди и даже крупных рыб погибает, а часть производителей покидает участки зимовки, мигрируя к местам размножения и нагула. В течение зимних месяцев наблюдаются широкие перемещения рыб по площади русловой ямы, хотя основная их масса предпочитает неоднородности донного рельефа. Вертикальное распределение рыб претерпевает лишь незначительные изменения с сохранением очевидной приуроченности

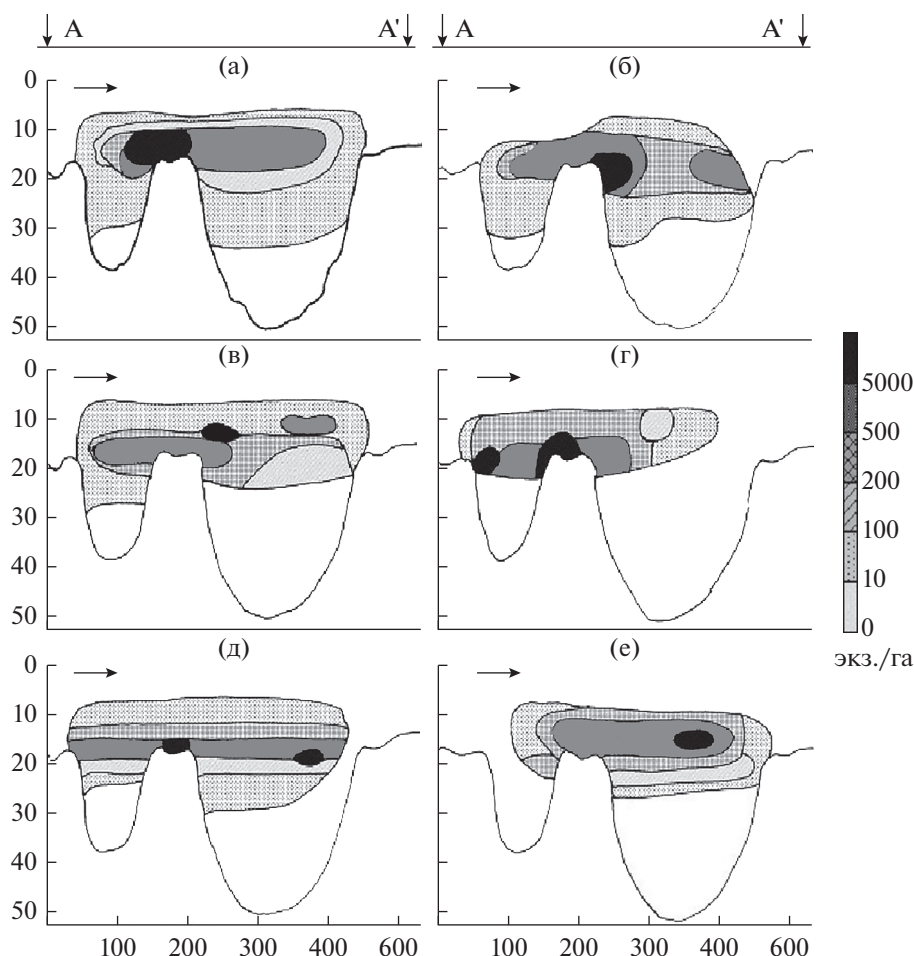


Рис. 3. Изменения плотности скоплений рыб подо льдом в русловой яме по месяцам (по: Мочек и др., 2019): а – декабрь, б – январь, в, г – февраль, д, е – март. По оси ординат – глубина (м), по оси абсцисс – расстояние (м). Горизонтальные стрелки – направление течения.

основного количества рыб к пелагическим горизонтам.

В разные месяцы (с мая по март) на русловой яме меняется размерный состав скоплений рыб. Кроме того, с наступлением осени подавляющее большинство малоразмерных рыб замещается подростками особями. Такая смена рыбного населения русловой ямы происходит из-за сезонных миграций проходных рыб (*Acipenseridae*, *Coregonidae*, *Gadidae*) и в результате локальных кочевков резидентов (*Percidae*, *Syrpinidae*) (Павлов, Мочек, 2006).

На акватории русловых ям глубоководных участков водотоков распределение рыб носит особый характер вследствие гидродинамической неоднородности потока. Здесь, на сравнительно коротких отрезках реки, при резких перепадах глубин и быстром течении образуются мощные разнонаправленные гидравлические вихри, формирующие скопления рыб, в первую очередь физически слабой молодежи. Подавляющее большин-

ство малоразмерных рыб, которые не могут противостоять циркуляции потока, теряет ориентацию и поэтому круглосуточно держатся в толще воды над ямой. Напротив, взрослые рыбы с высокой плавательной способностью предпочитают участки гидравлической тени на свале глубин. Многие особи, потерявшие пространственную ориентацию в турбулентных условиях, подолгу остаются на акватории русловой ямы, продолжая при этом питаться (Pavlov et al., 2008, 2011).

Характер распределения рыб в русловых ямах формируется не только под воздействием гидравлической структуры речного потока, но и вследствие суточной динамики внешних условий. Так, вечером и утром рыбы совершают локальные кочевки в толщу воды и придонные горизонты соответственно. Очевидно, помимо особенностей ориентационного поведения рыб в турбулентных потоках биологическую основу суточных кочевков рыб на яме, как и на других акваториях, в целом

составляют оборонительные и трофические взаимодействия рыб.

Универсальные и специфичные черты распределения рыб в лимнических и лотических условиях

В лимнических водных объектах повсеместно синхронно со сменой дня и ночи происходят кочевки – локальные перемещения рыб. В зависимости от температурного режима толщи воды (сезонной стратификации или гомотермии) и других факторов, кочевки имеют вертикальную (эпипелагиаль–профундаль) и горизонтальную (литораль–пелагиаль) направленность. В условиях слабой проточности крупные рыбы вечером устремляются от берегов и из глубин профундали на монотонные пространства пелагиали, утром перемещаются обратно – в зону гетерогенного прибрежья и придонные горизонты. Основная часть молоди рыб в водоемах при наступлении сумерек также совершает вертикальные и горизонтальные кочевки в толщу воды, а утром возвращается на дневные местообитания – в эпипелагиаль и прибрежье. Днем в лимнических условиях многие рыбы осваивают не только толщу воды, они часто концентрируются и в эпипелагиали, в том числе среди плавающей растительности (Мочек и др., 1993б; Павлов и др., 2010).

В лотических водных объектах определяющим фактором экологической специфики водотока служит течение (Павлов, Скоробогатов, 2014; Gerasimov et al., 2019a; 2019b). В прибрежье и у дна речные местообитания имеют гетерогенный характер – неровности дна, заросли макрофитов, коряжник, которые осваиваются преимущественно резидентными рыбами (Мочек и др., 1981; Кузищин и др., 2018). Напротив, основная часть руслового потока реки, за исключением придонных слоев и прибрежных участков (свала глубин), представляет собой однородную в ландшафтном отношении экологическую зону – своеобразный миграционный биотоп для покатных и ходовых перемещений производителей, а также молоди рыб (Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014).

Преимущественный выбор большинством рыб участков водотока с оптимальной структурой течения (реопреферendum) способствует формированию их устойчивых скоплений в определенных биотопах. Известно, что в зависимости от внешних условий, экологического статуса и возраста рыб, их распределение в потоке меняется. Выявлено, что производители дифференцированно избирают миграционные пути в зависимости от скорости и гидравлической структуры течения, размеров и морфологии водотока, сезонности и времени суток (Павлов, 1979). Миграции и распределение рыб всех возрастов и видовой

принадлежности в водотоках определяются суточным ходом освещенности, скоростью течения, биотопической мозаикой водотока, размером рыб, развитием рецепторных систем и физиологическим состоянием особей (Павлов и др., 2007; Gerasimov et al., 2019a).

Существенное влияние на распределение рыб на прибрежных участках **водных объектов всех типов** оказывают сезонные изменения уровня воды. Вследствие сезонных колебаний уровня воды меняются размеры литорали озер и водохранилищ, рипали больших и малых водотоков, что, в свою очередь, обуславливает уровень воспроизводства, размах, ритмику кормовых и нерестовых миграций рыб, особенности их суточных кочевок. Широко известно, что паводки играют важную роль в функционировании водных экосистем, формировании численности популяций рыб и состоянии рыбных ресурсов (Поддубный, 1971; Welcomme, 1985; Поддубный, Малинин, 1988; Богданов, 1996; Павлов, Мочек, 2006; Павлов, Скоробогатов, 2014; Mochek et al., 2015 и др.).

В период половодья и значительного повышения уровня воды обширные пойменные территории затопляются. Соответственно масса речных рыб кочует (латеральные миграции) на затопленные территории, а существенная часть рек и малых водотоков временно трансформируется в водоемы. По завершении интенсивного таяния снегов или окончанию сезона дождей и соответствующего падения уровня воды береговая линия постоянных водотоков восстанавливается, а в пределах ранее затопленных территорий надолго остаются пойменные озера и старицы.

Сезонная изменчивость распределения рыб происходит на акватории лимнических и лотических водных объектов всех природно-климатических зон – экваториальных, умеренных, полярных. В тропиках и субтропиках важнейшим внешним фактором сезонности распределения рыб является изменение границ водных экосистем вследствие паводка. В водоемах и водотоках умеренной и приполярной зон изменения распределения рыб происходят не только с наступлением половодья или межени, но и при льдообразовании.

Сравнение особенностей зимнего распределения рыб в лимнических и лотических условиях показывает существенные различия распределения рыб подо льдом в водоемах и водотоках. Так, рыбы в глубоких озерах зимой, на фоне относительной стабильности гидрологических условий, располагаются в толще воды, а также у дна в ямах, формируя при этом крупные агрегации. Только холодолюбивые рыбы в термически стратифицированных водоемах располагаются ниже термоклина.

На глубоководных участках русловых ям в реках рыбы (например Горнослинкинская яма р. Иртыш), вследствие сложной структуры течения могут концентрироваться в приповерхностных горизонтах пелагиали.

Особенности распределения рыб формируются под воздействием совокупности факторов. Поэтому для систематизации степени и направленности воздействия внешних факторов на распределение рыб, целесообразно обозначить их иерархию, выделив: во-первых, генеральные факторы – течение (для водотоков) и температура (для водоемов); во-вторых, универсальные факторы – освещенность, ландшафтная гетерогенность, глубина, стратификация, уровень воды, льдообразование и биотопическая мозаика. В зависимости от видовой принадлежности, стадии развития, физиологического и мотивационного состояния особей комплекс этих факторов предопределяет особенности распределения рыб в водных объектах различного типа.

Выводы. Рыбы пресных водных объектов подвержены комплексному воздействию внешних факторов, определяющих их распределение, в первую очередь – транзитное течение, суточный ход освещенности, сезонная термика, биотопическая гетерогенность.

Распределение рыб во всех водоемах и водотоках определяется универсальными особенностями абиотических факторов: выбором большинства рыб неоднородных биотопов побережья и донных горизонтов днем, их стремлением на мотонные пелагические просторы в сумеречное время, возвратными кочевками на утренней и вечерней зорях, а также сезонными миграциями. Гидравлическое и термическое воздействие на рыб наблюдается во всех типах водных объектов – в озерах (например, слабые ветровые течения) и в водотоках (например, температурная дифференциация по экологическим зонам). Однако уровень их воздействия на распределение рыб в водоемах и водотоках неодинаков. В водотоках определяющий фактор распределения рыб – транзитное течение, в водоемах – летняя термическая стратификация наряду с другими внешними воздействиями (содержанием кислорода, концентрацией корма и др.).

Соответственно, распределение большинства рыб в реках и ручьях во многом определяется их активным выбором участков оптимального течения – реопреферендумом, а в глубоких стратифицированных летом озерах и водохранилищах выбором оптимальной зоны температур – термопреферендумом, а также иными динамичными особенностями их предпочтения условий внешней среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базаров М.И.* 2007а. Суточные вертикальные миграции рыб в нагульный период: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биол. внутр. вод РАН.
- Базаров М.И.* 2007б. Распределение и суточные вертикальные миграции рыб оз. Таймыр // Биология внутренних вод. № 4. С. 62.
- Богданов В.Д.* 1996. Состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тюмень. С. 11.
- Бойкова О.С.* 1987. Питание рыб и их влияние на некоторые элементы экосистемы мезотрофного озера Глубокого: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР.
- Буторин Н.В., Поддубный А.Г., Стрельников А.С., Малинин Л.К.* 1987. Плещеево озеро. Ярославль: Верхне-Волжское книжное издательство.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О.* 2002. Ихтиологические исследования на озере Глубоком: некоторые итоги и перспективы // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере им. И.Ю. Зюграфа. Москва: ИПП “Гриф и К”. Т. 8. С. 142.
- Йогансен Б.Г.* 1972. Зональное и биотопическое распределение рыб в долине Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск: Изд-во “Наука”. С. 270.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С.* 2018. Закономерности покатной миграции молоди горбуши *Onchorhynchus gorbusha* в р. Малая Хузи (Сахалинская область) // Вопр. ихтиол. Т. 58. Вып. 6. С. 710. <https://doi.org/10.1134/S0042875218060139>
- Кузищин К.В., Пономарева Е.В., Самойлов К.Ю. и др.* 2018. Морфологические и генетические особенности судака *Sander lucioperca* Волго-Ахтубинской водной системы. К вопросу о пространственной структуре вида в Нижневолжском бассейне // Вопр. ихтиол. Т. 58. Вып. 3. С. 277. <https://doi.org/10.7868/S0042875218030062>
- Мартинсен Ю.В.* 1937. Движение рыбы в реке // Рыбное хозяйство. № 2. С. 27.
- Мочек А.Д.* 1979. Искусственные рифы для рыбного хозяйства // Вопросы промысловой океанологии Мирового океана: Тез. докл. Всес. конф. Калининград: АтлантНИРО. С. 220.
- Мочек А.Д.* 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. Москва: Наука.
- Мочек А.Д., Павлов Д.С., Капустин С.Н.* 1981. Особенности распределения рыб в реке (подводные наблюдения) // Вопр. ихтиол. Т. 38. Вып. 1. С. 177.
- Мочек А.Д., Павлов Д.С., Нездолый В.К., Риофриво К.* 1993а. Сообщество рыб р. Нешуя – этологические аспекты организации // Экология и культивирование амазонских рыб. Москва: Наука. С. 58.
- Мочек А.Д., Пьянов А.И., Пьянов А.И. и др.* 1993б. Биотопическое распределение и суточные перемещения фоновых рыб оз. Яринакочче (Перуанская Амазония) // Экология и культивирование амазонских рыб. Москва: Наука. С. 143.

- Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Павлов Д.С. 2011. Распределение рыб в пойменных водоемах Нижнего Иртыша // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Т. 2. Москва: Акварис. С. 554.
- Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Будаев С.В., Павлов Д.С. 2015. Летнее и осеннее распределение рыб в озере Глубокое // Вопр. ихтиол. Т. 55. № 3. С. 279.
- Мочек А.Д., Павлов Д.С., Борисенко Э.С. 2017. Экологическая динамика рыбного населения озера Глубокое // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. Москва: Товарищество научных изданий КМК. Т. 11. С. 129.
- Мочек А.Д., Павлов Д.С., Борисенко Э.С. 2018. Кочевки рыб в озере Глубоком // Вопр. ихтиол. Т. 58. Вып. 3. С. 377.
- Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Павлов Д.С. 2019. Зимнее распределение рыб в русловой яме р. Иртыш // Вопр. ихтиол. Т. 59. Вып. 3. С. 286. <https://doi.org/10.1134/S0042875219030147>
- Никольский Г.В. Экология рыб. Москва: Наука. 1963.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2006. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2009. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи современной биологии. Т. 129. № 6. С. 528.
- Павлов Д.С., Пахоруков А.М. 1983. Биологические основы защиты рыб от попадания рыб в водозаборные сооружения. Москва: Легк. и пищ. пром-сть.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Павлов Д.С., Гусар А.Г., Михеев В.Н. 1991. Пространственное распределение и биология плотвы в пелагиали озера Глубокое в подледный период // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 2. С. 95.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Дегтев А.И. 2009. Распределение рыб в системе поймы—русло—русовая яма р. Иртыш // Проблемы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке. Красноярск: ИПК СФУ. С. 341.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С. и др. 2010. Распределение рыб в пойменном озере (бассейн р. Иртыш) // Рыбное хозяйство. № 3. С. 68.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019а. Активный выход молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в поток для пассивной покатной миграции // Вопр. ихтиол. Т. 59. Вып. 6. С. 724. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060134>
- Павлов Д.С., Михеев В.Н., Костин В.В. 2019б. Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Роль экологических барьеров // Вопр. ихтиол. 2019. Т. 59. № 2. С. 2019. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020188>
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Ленинград: Наука.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. 1988. Миграции рыб во внутренних водоемах. Москва: Агропромиздат.
- Радаков Д.В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. Москва: Наука.
- Щербаков А.П. 1967. Озеро Глубокое. Москва: Изд-во “Наука”.
- Brown R. 1999. Fall and early winter movements of cut-throat trout, *Oncorhynchus clarki*, in relation to water temperature and ice conditions in Dutch Creek, Alberta // Environ. Biol. Fish. V. 55. P. 359. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28269.79841>
- Brown R., Wayne A., Steven F. 2011. A primer on winter, ice and fish: what fisheries biologists showed know about winter ice processes and stream—dwelling fish // Fisheries. V. 36. № 1. P. 8. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28269.79841>
- Eckmann R. 1995. Abundance and horizontal distribution of Lake Constance pelagic whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) during winter // Adv. Limnol. V. 46. P. 249.
- Gerasimov Yu., Borisenko E.S., Bazarov M.I. et al. 2019a. Fish distribution in the middle course of a large lowland river under the effect of hydrophysical factors // Inland Water Biology. № 1. V. 12. P. 74. <https://doi.org/10.1134/S1995082919010085>
- Gerasimov Yu., Borisenko E.S., Bazarov M.I. et al. 2019b. Density and distribution of fish in a river with a pronounced heterogeneity // Inland Water Biology. Suppl. 1. V. 12. P. 69. <https://doi.org/10.1134/S1995082919050079>
- Huusko A., Greenberg L., Stickler M. et al. 2007. Life in the ice lane: the winter ecology of stream salmonids // River Res. Applicat. V. 23. P. 469. <https://doi.org/10.1080/03949370.2016.1230560>
- Hynes H.B. 1970. The ecology of running waters. England: Liverpool University Press. 555 p.
- Jones F.R.H. 1968. Fish migrations. London: Arnold.
- Jurvelius J., Marjoma T. 2008. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference // Freshwater Biol. V. 53. P. 2287. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2780-0>
- Meek A. 1916. The migration of fishes. London: Arnold.
- McCleave J.D. 1984. Mechanisms of migrations in fishes. Proc. NATO Adv. Res. Inst., Acquafredda di Maratea. 1982. Dec. 13—17. New York: Premium Press.
- Mochek A.D., Borisenko E.S., Chemagin A.A. et al. 2015. Factors affecting the distribution of fish during receding flood in lower Irtysh: effects of water level and diurnal cycle // Ann. Limnol. Int. J. Limnol. V. 51. № 2. P. 89. <https://doi.org/10.1051/limn/2015003>
- Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2008. Comparative analysis of fish aggregation in channel depression of the Irtysh // J. Ichthyol. V. 48. № 11. P. 919. <https://doi.org/10.1134/S0032945208110015>
- Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2009. Distribution of Fish in the Complex of Floodplain—Riverbed Biotopes of the Irtysh // J. Ichthyol. V. 49. № 11. P. 1021. <https://doi.org/10.1134/S0032945209110022>
- Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2010. Irregularities of the Bottom and Fish Aggregations on a Stretch of the Irtysh // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 997. <https://doi.org/10.1134/S0032945210110044>

- Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al.* 2011. Distribution of fishes in the floodplain-channel complex of the lower reaches of the Irtysh River // *Inland Water Biology*. № 2. V. 4. P. 223.
<https://doi.org/10.1134/S1995082911020167>
- Presnyakov V.V., Borisenko E.S.* 1993. The study of fish behavior under ice of Lake Glubokoe by means of scanning sonar // *Fish. Res.* V. 15. P. 323.
- Stickler M.* 2008. Anchor ice formation and habitat choice of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr in steep streams: Th. Ph. D. Norw. Univ.: Sci. Techn.
- Stickler M., Enders E.C., Pennell C.J. et al.* 2006. Gradient related movement of Atlantic salmon parr during a freeze up event in a small natural river // *Proc. XVIII IAHR Int. Symp. Ice*. P. 49.
- Welcomme R.L.* 1985. River fisheries. V. 262. Rome: FAO Fish. Tech. Pap.

Comparative Analysis of Fish Distribution in Lentic and Lotic Ecosystems (Review)

A. D. Mochek^{1, *} and D. S. Pavlov¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia*

**e-mail: amochek@yandex.ru*

The fish distribution bodies of water are determined by a complex of abiotic and biotic environmental factors, most of which universally affect the distribution of fish, both in lentic and lotic ecosystems. At the same time, only some external factors, primarily the current and in some cases the temperature, are specific to particular types of water bodies. The fish distribution is a dynamic process; its daily and seasonal cycles are observed everywhere.

Keywords: fish distribution, lentic and lotic ecosystems, environmental factors, activity cycles, fish migrations