

УДК 597.5/57.022

МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЫБ В ЗАРЕГУЛИРОВАННЫХ РЕКАХ. ЭФФЕКТЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФИЛЬТРОВ (ОБЗОР)

© 2020 г. Д. С. Павлов^а, В. Н. Михеев^а*, В. В. Костин^а

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

*e-mail: vicnikmik@gmail.com

Поступила в редакцию 15.10.2019 г.

После доработки 23.10.2019 г.

Принята к публикации 08.11.2019 г.

По сравнению с незарегулированной рекой, в водохранилище образуются новые экологические фильтры – структуры (градиентные зоны между биотопами), которые влияют на поведение и распределение молоди рыб и меняют параметры покатной миграции. Характерная черта фильтров – селективное воздействие на разные виды и возрастные группы мигрантов при прохождении ими границ между биотопами. Дифференциальная “проницаемость” границ существенно влияет на состав мигрантов и расселение молоди рыб по биотопам. Эти положения подкреплены данными многолетних исследований покатной миграции молоди карповых и окуневых рыб на нескольких водохранилищах Евразии: Шекснинское (р. Шексна), Ивановское (р. Волга), Капчагайское (р. Или) и Сарыязинское (р. Мургаб). Показано формирование экологических фильтров в зоне выклинивания подпора (лотическо-лимническая трансформация), в зоне между прибрежным (резидентным) и пелагическим (миграционным) биотопами водохранилища и в приплотинном плесе. Эмиграция молоди из водохранилища определяется расположением водозабора (глубинный или поверхностный) и перекрытием зон изъятия стока с пространственным распределением молоди. Разная селективность расположенных неподалеку друг от друга водозаборов ГЭС и судоходного шлюза формирует комплексы эмигрантов по видовому и возрастному составу. Рассмотрены механизмы и последствия функционирования экологических фильтров и экологических барьеров.

Ключевые слова: молодь рыб, миграционное поведение, покатная миграция, экологические фильтры, речной континуум, зарегулированные реки, водохранилище, гетерогенность среды, фрагментация речной системы

DOI: 10.31857/S0320965220020126

Антропогенная трансформация речных систем, связанная с зарегулированием рек, существенно меняет условия существования гидробионтов, в первую очередь, рыб. Чаще всего внимание привлекают такие нарушения жизнедеятельности рыб как прерывание путей миграции, исчезновение нерестилищ, образование заморных зон. Хорошо известно, что пик смертности в популяциях рыб приходится на личиночный период, когда рыбы переходят с эндогенного на экзогенное питание, и потери от позвоночных и беспозвоночных хищников, а также от неблагоприятных абиотических условий особенно высоки (Fuiman, Magurran, 1994; May, 1974). В этот период у большинства рыб, несмотря на их слабые локомоторные и ориентационные возможности, происходит расселение (покатная миграция), что в условиях зарегулированных рек создает дополнительные препятствия для мигрирующей молоди и порождает новые экологические риски (Павлов и др., 2019; Kramer et al., 1997; Northcote, 1984). Они мо-

гут возникать вследствие появления в реках новых гидрологических условий (образование обширных пространств без ориентиров и постоянного потока, появление глубоководных участков с вертикальными градиентами).

В незарегулированных реках мигрирующая молодь рыб перемещается в основном с потоком воды (покатная миграция), что существенно сокращает энергетические затраты на миграцию. Вопреки существовавшему до недавнего времени мнению о покатной миграции как преимущественно пассивном процессе (Wolter, Sukhodolov, 2008), накапливается все больше доказательств ключевой роли поведения рыб в регуляции их миграции уже на самых ранних стадиях жизненного цикла (Lechner et al., 2016; Pavlov, Mikheev, 2017; Schludermann et al., 2012).

У большинства массовых видов рыб в реках Евразии миграция занимает не один день и, кроме генерального перемещения вниз по течению, включает неоднократные переходы из прибреж-

ных (резидентных) биотопов в транзитный поток (миграционный биотоп) и обратно. Эти переходы включают пересечение пограничных градиентных зон, разделяющих биотопы (Lechner et al., 2013; Pavlov, Mikheev, 2017). Пограничные зоны между биотопами могут иметь различную (дифференциальную) “проницаемость” для молоди разных видов рыб, действуя как “экологические фильтры”, влияющие на характеристики миграции. В целом, миграция рыб представляет собой не просто перемещение из начальной в конечную точку, а сложный процесс преодоления гетерогенной среды, состоящей из череды биотопов разного масштаба, отделенных друг от друга физическими границами/градиентами. Преодоление этих границ зависит как от свойств самих границ, так и характеристик мигрантов.

Зарегулирование – сооружение плотин и формирование водохранилищ – кардинально меняет гидрологическую и биотопическую структуру реки (Dynesius, Nilsson, 1994; *Regulated Rivers*, 1984; Sedell et al., 1990; Zwick, 1992). Плотины и водохранилища играют роль “экологических барьеров”, препятствующих не только нерестовой миграции взрослых рыб (Pelicice et al., 2015), но и существенно влияющих на интенсивность покатной миграции молоди (Павлов и др., 2019). Основную роль в функционировании этих барьеров играют морфологическая (топографическая) характеристика водохранилища и интенсивность водообмена (Павлов и др., 2019).

Топографическая сложность зарегулированного водоема определяет иерархию биотопов/участков среды с пограничными зонами разной проницаемости для мигрантов. Миграция молоди, наиболее ярким проявлением которой служит покатная миграция, только перемещением в потоке не ограничивается. Механизмы миграции включают в себя как биологические (поведение), так и гидрофизические (латеральный, вертикальный перенос) элементы. Поведение и распределение мигрирующей молоди в потоке воды (миграционном биотопе) – наиболее изученная часть миграции (Pavlov, 1994; Pavlov, Mikheev, 2017). Гораздо меньше внимания уделяли перемещениям мигрирующей молоди между биотопами (Павлов и др., 2019). Мигранты могут при этом перемещаться как в горизонтальном, так и вертикальном направлении, пересекая пограничные зоны, действующие как экологические фильтры. Возможно, что в зарегулированном водоеме, представляющем собой водохранилище, сток из которого регулируется плотиной, такие фильтры формируются в зонах с наиболее выраженными топографическими и гидрологическими градиентами. Эти зоны возникают в первую очередь на границах между прибрежными биотопами и обширной водной массой открытой части водохранилища, в приплотинном плесе, а

также в зоне выклинивания подпора, где лотические условия оставшейся части реки (или притоков) довольно резко сменяются лимническими условиями водохранилища.

При анализе пространственной структуры миграции прибрежные участки рассматривались как резидентные биотопы, открытая часть водохранилища – как миграционный биотоп (Павлов и др., 2019). В незарегулированной реке их аналогами служат прибрежное мелководье и транзитный поток воды. В водохранилище возникают новые гидрологические структуры, не имеющие аналогов в естественной реке.

Перед исследованием ставилась задача проверить гипотезу о формировании новых экологических фильтров при зарегулировании рек. Предположительно механизмы формирования экологических фильтров, возникающих в зоне выклинивания подпора, на границах между миграционным и резидентным биотопами и в приплотинном плесе, различны. Для проверки этих предположений использованы результаты исследований покатной миграции молоди массовых видов рыб, преимущественно карповых и окуневых, из водохранилищ с разным типом изъятия стока, а также данные о пространственном распределении и миграционном поведении молоди рыб в естественной реке.

Материал и методы исследования

Данные и эмпирические результаты о покатной миграции молоди рыб и их распределении в зарегулированных реках, прошедшие необходимую обработку и первичный анализ и пригодные для метаанализа, направленного на выявление закономерностей и механизмов функционирования экологических фильтров, взяты из ряда наших публикаций, посвященных покатной миграции молоди рыб в наиболее подробно изученных речных системах Евразии (Павлов и др., 1981, 1991, 1994, 1999). Таким образом, основной методический подход данной работы заключается в новом анализе уже опубликованных материалов.

Натурные и экспериментальные исследования пространственных и временных закономерностей покатной миграции молоди речных рыб проводили в верховьях р. Волга и водохранилищах европейской части России (Иваньковское (р. Волга, 1979–1980 и 1989–1990 гг.) и Шекснинское (р. Шексна, 1982–1983 гг.)) и Средней Азии (Капчагайское (р. Или, 1972–1975 гг.) и Сарызинское (р. Мургаб, 1986–1988 гг.)). Данные, необходимые для оценки сезонной и суточной динамики покатной миграции, распределения молоди рыб в миграционных и резидентных биотопах, интенсивности эмиграции рыб из водохранилища, а также гидрофизические и топографические характеристики получены на единой методической основе, подробно изложенной

ранее (Павлов и др., 1981, 1991, 1994, 1999). Главное внимание уделено количественным аспектам миграции молоди двух групп речных рыб — карповых (Cyprinidae) и окуневых (Percidae). Всего в статье использованы данные для молоди 29 видов рыб: снеток *Osmerus eperlanus* L., хариус *Thymallus thymallus* L., вьюн *Misgurnus fossilis* Fatio, подкаменщик обыкновенный *Cottus gobio* L., китайский носатый бычок *Rhinogobius cheni* Nichols, амурский бычок *Rhinogobius brunneus* Temminck et Schlegel, голец Кесслера *Paraschistura kessleri* Günther, восточный гребенчатый голец *Paracobitis longicauda* Kessler, гребенчатый голец *Metaschistura cristata* Berg, усатый голец *Barbatula barbatula* L., закаспийская маринка *Schizothorax pelzami* Kessler, илийская маринка *Schizothorax pseudaksaiensis* Herzenstein, белый амур *Ctenopharingodon idella* Valenciennes, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes, лещ *Abramis brama* L., жерех *Aspius aspius* L., елец *Leuciscus leuciscus* L., аральский усач *Luciobarbus brachycephalus* Kessler, голянь *Phoxinus phoxinus* L., пескарь *Gobio gobio* L., подуст *Chondrostoma nasus* L., плотва *Rutilus rutilus* L., уклей *Alburnus alburnus* L., красноперка *Scardinius erythrophthalmus* L., судак *Sander lucioperca* L., берш *Sander volgensis* Gmelin, ерш *Gymnocephalus cernuus* Guldenstadt, речной окунь *Perca fluviatilis* L., балхашский окунь *Perca schrenki* Kessler (Аннотированный каталог..., 1998; Сальников, 2014).

Молодь рыб, мигрирующую в потоке воды, ловили коническими сетями, которые размещали вдоль поперечных разрезов или вертикальными сериями соответственно условиям и задачам исследования. Экспозиция обычно составляла 10–20 мин, в зависимости от концентрации рыб и количества взвеси в воде. Сезонную динамику покатной миграции изучали круглогодично (2 раза в месяц); наиболее подробно — в период с мая—апреля по сентябрь (4 раза в месяц). При изучении суточной динамики покатной миграции пробы обычно отбирали каждые 1–2 ч. В открытой части водохранилища со слабым стоковым течением молодь ловили путем траления с помощью конических сетей на разных горизонтах. Детальное описание объема материала, методов сбора, фиксации и обработки проб молоди рыб в реке и открытой части, приплотинном плесе и нижнем бьефе водохранилища приведено в ряде публикаций (Павлов и др., 1981, 1991, 1994, 1999). Концентрацию мигрирующих рыб выражали количеством особей в 1000 м³.

Экологический фильтр в верховье водохранилища, обусловленный лотическо-лимнической трансформацией

В верховье водохранилища в зоне подпора речной континуум нарушается, что приводит не только к изменениям условий обитания речных рыб, но и резко меняет ситуацию для мигрирующей молоди. В качестве примеров, иллюстрирую-

щих характер и степень этих изменений, была выбрана зона выклинивания подпора Сарыязинского (р. Мургаб) (Павлов и др., 1994) и Капчагайского (р. Или) (Павлов и др., 1981) водохранилищ, комплексное исследование которых проводили в 1986–1988 и в 1972–1975 гг. соответственно. Характерная особенность этих рек — повышенная мутность воды, что дает возможность молоди рыб совершать покатную миграцию круглосуточно, в отличие от рек с прозрачной водой, где молодь мигрирует лишь в темное время. В результате круглосуточного ската суточная продолжительность покатной миграции молоди в р. Или в ~8 раз больше, чем, например, в Верхней Волге, где она лишь 2.5–3 ч.

Основные черты зоны выклинивания подпора при переходе рек Или и Мургаб в водохранилища — резкое падение скорости течения (в ~3–10 раз на протяжении 8–9 км), интенсивное осадкообразование, и изменение гетерогенности среды по целому ряду параметров: глубине, рельефу дна, скорости течения, прозрачности воды (рис. 1), численности молоди хищных рыб.

Совместное влияние этих факторов приводило к значительному торможению покатной миграции молоди речных рыб и возрастанию их смертности. Рассмотрим механизмы этих явлений. Торможение покатной миграции происходит не только из-за снижения средней скорости потока, но и за счет выхода молоди из руслового потока в прибрежное мелководье. На мелководье р. Или, где скорость течения заметно ниже, чем на стрежне, а прозрачность воды гораздо выше, мигранты (личинки амурского бычка, леща, ельца и других видов) становятся легкой добычей хищных рыб (судака, окуня, жереха). Смертность от хищников, а также гибель икры и личинок на участках интенсивного осадкообразования (рис. 1) обуславливают высокую суммарную гибель мигрирующей молоди речного происхождения в зоне выклинивания подпора. Точных количественных оценок на основе полученных данных дать невозможно, но численность молоди массовых видов рыб, накапливающейся в мелководной части зоны выклинивания подпора, позволяет предполагать, что торможение миграции и гибель от хищников для одних видов выражены сильнее, чем для других. Торможение покатной миграции в зоне выклинивания подпора Капчагайского водохранилища характеризуется индексом задержки (разность рангов по численности вида в р. Или и в зоне выклинивания подпора). Чем больше величина этого индекса, тем большая часть покатников задерживается в зоне выклинивания подпора. Рыбы, обитающие в прибрежье, в большей степени задерживаются в этой зоне, чем в пелагиали (рис. 2).

Таким образом, зона выклинивания подпора действует как экологический фильтр, обуславливающий дифференциальную смертность и снижающий пополнение пула молоди в водохрани-

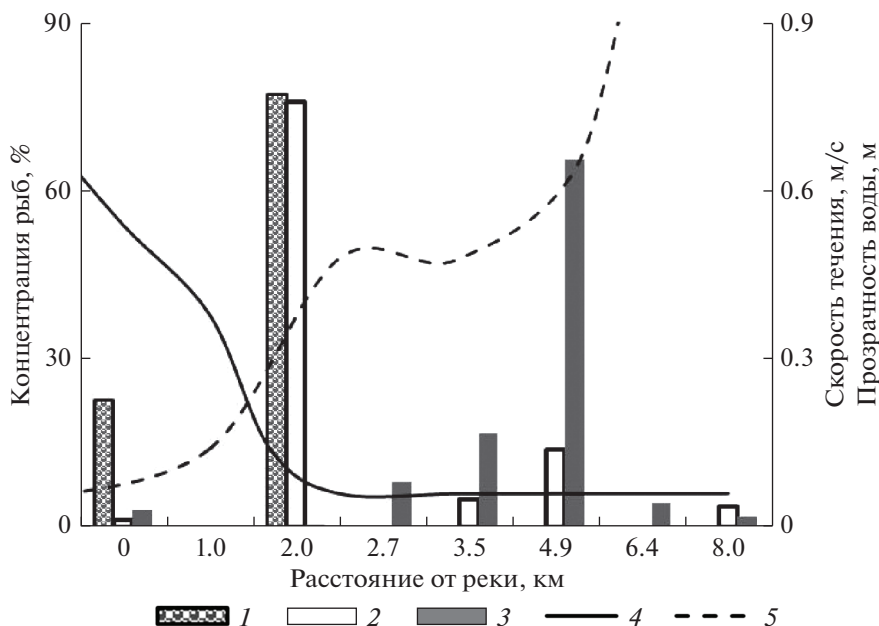


Рис. 1. Распределение икры (1) и личинок (2) растительноядных рыб (белый амур, белый толстолобик), китайского носатого бычка (3) в зоне выклинивания подпора Сарыязинского водохранилища: 4 – скорость течения, 5 – прозрачность воды. 100% – суммарная концентрация на всех станциях отлова. Различия в долях покатоков на разных станциях достоверны (критерий Краскелла–Уоллеса, $p < 0.05$) для всех видов рыб. Объем выборки, экз.: растительноядные рыбы – икра 131, личинки 53, китайский носатый бычок 8290 (по: (Павлов и др., 1994)).

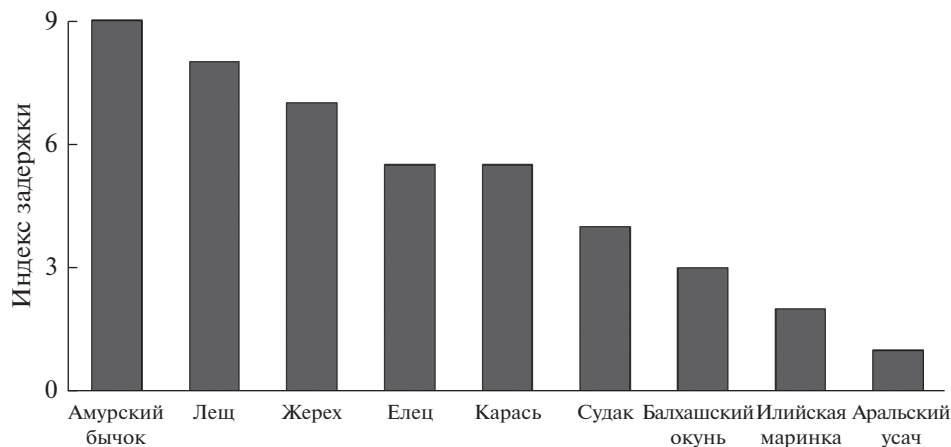


Рис. 2. Задержка мигрантов из р. Или в зоне выклинивания подпора Капчагайского водохранилища. Объем выборки, экз.: амурский бычок 194, лещ 154, жерех 162, елец 706, карась 69, судак 1626, балхашский окунь 504, илийская маринка 156, аральский усач 1110.

лище. Действие этого фильтра сказывается на формировании численности молоди рыб в водохранилище. Источниками пополнения служат нерестилища самого водохранилища и молодь, скатывающаяся из реки (Павлов и др., 1981). Фильтр в зоне подпора не только снижает общую численность мигрантов, но и, действуя избирательно, снижает численность одних видов гораздо сильнее, чем других. Из-за заиливания икры и личинок, а также выедания ее хищниками в водо-

охранилища почти не попадает ранняя молодь белого амура, белого толстолобика и аральского усача. Очевидно, сходные процессы, связанные с экологическими фильтрами, могут наблюдаться и при впадении притоков в водохранилище.

Влияние лотическо-лимнической трансформации зарегулированной реки связано не только с зоной выклинивания подпора водохранилища. При создании водохранилищ резкая смена лотических условий лимническими ведет к не менее

резкому изменению количественного и качественного состава ихтиофауны за счет выпадения, прежде всего, стенобионтных реофильных видов и пелагофилов. На примере 13 разнотипных водохранилищ показано, что в первые годы после образования в водохранилищах происходит сокращение количества видов рыб на 14–78%, по сравнению с незарегулированной рекой (Камилов, 1973; Кудерский, 1986; Павлов и др., 1994). Реофильные виды рыб и пелагофилы могут частично проходить через зону выклинивания подпора, но их судьба зависит от наличия биотопов обитания этих рыб в водохранилищах, а вклад в численность ихтиофауны резко снижается, по сравнению с исходной. Некоторые реофильные виды полностью исчезают из водохранилища. Например, в бассейне Сарыязинского водохранилища наблюдаются четыре таких вида, которые не встречаются в самом водохранилище (закаспийская маринка, голец Кесслера, восточный гребенчатый голец, гребенчатый голец), в бассейне Ивановского водохранилища – семь видов (хариус, усатый голец, выюн, голянь, подкаменщик, пескарь и подуст) (Павлов и др., 1981, 1994).

Перемещения между резидентными и миграционными биотопами в реке и водохранилище

Неоднократные перемещения из прибрежных (резидентных) биотопов в транзитный поток (миграционный биотоп) и обратно связаны с суточной ритмикой покатной миграции. Они сопровождаются пересечением пограничных градиентных зон, разделяющих биотопы, при выходе в транзитный поток в вечерние сумерки и возвращении в прибрежье утром (Lechner et al., 2013; Pavlov, Mikheev, 2017). В естественных реках эти зоны, как правило, довольно узкие, что позволяет даже личинкам рыб совершать активный выбор и перемещения в условиях резких градиентов (Pavlov, Mikheev, 2017). Хотя перемещения между резидентным и транзитным биотопами в ходе миграции совершает молодь большинства видов речных рыб, параметры этих перемещений могут существенно различаться (Pavlov, Mikheev, 2017). Другими словами, пограничные зоны между биотопами могут иметь различную (дифференциальную) “проницаемость” для молоди разных видов рыб, действуя, таким образом, как экологические фильтры, влияющие на характеристики миграции и состав рыбного населения в разных биотопах.

В незарегулированной реке с достаточно прозрачной водой покатная миграция молоди в руслевом потоке (миграционный биотоп) происходит преимущественно в темное время суток (рис. 3), что предотвращает выедание молоди хищниками. Иную картину мы наблюдаем в водохранилище (рис. 3) – концентрация молоди в миграционном биотопе (пелагиали водохранилища) примерно одинакова в светлое и темное время суток. Это,

по-видимому, связано со значительным расширением зоны прибрежного мелководья и пограничной зоны между прибрежьем и пелагиалью, что не позволяет мигрирующей молоди перемещаться между этими биотопами в утренние и вечерние сумерки. Кроме того, ориентация молоди в пелагиали водохранилища затруднена большими расстояниями и разнонаправленными и изменчивыми ветровыми течениями, не имеющими четкой структуры и направленности. Шансы покинуть в светлое время пелагиаль и укрыться на мелководье есть лишь у части мигрантов. Значительная часть мигрирующей молоди, лишенной убежищ, гибнет от хищников (хищных рыб и рыбоядных птиц).

Действие экологического фильтра между прибрежным и пелагическим биотопами водохранилища в период покатной миграции неодинаково влияет на попадание разных видов в миграционный биотоп и дальнейшее продвижение к приплотинному плесу. На рис. 4 хорошо видно, что окуневые (судак и окунь) в гораздо большей степени связаны с пелагиалью водохранилища, чем карповые (плотва, лещ, укляя, красноперка). Далее показано, что различия между карповыми и окуневыми, наряду с особенностями их вертикального распределения в приплотинном плесе, значительно влияют на характеристики эмиграции этих групп рыб из водохранилища.

Селективная эмиграция из водохранилища при разных типах изъятия стока: водозабор ГЭС и судоходный шлюз

Молодь рыб, мигрирующая через водохранилище, накапливается в приплотинном плесе (Коновалева, 1983; Павлов и др., 2019), из которого эмигрирует в нижний бьеф через водозаборы ГЭС или судоходных шлюзов. Соотношение видов в комплексе мигрантов через ГЭС и шлюз Шекснинского водохранилища существенно различается (рис. 5). В свою очередь, соотношение численности массовых видов рыб, эмигрирующих как через ГЭС, так и через шлюз, сильно отличается от такового в приплотинном плесе верхнего бьефа (Павлов и др., 1991, 1999).

Основу численности мигрантов через водозабор ГЭС Шекснинского водохранилища составляют снеток и окуневые (окунь, судак, берш, ерш). У карповых рыб, напротив, более выражена миграция через судоходный шлюз (рис. 5). Столь существенные различия в закономерностях эмиграции из водохранилища через водозаборы ГЭС и шлюза определяют: 1) параметры зон изъятия стока (глубинный водозабор ГЭС охватывает открытую часть верхнего бьефа, включая в порядке убывания батипелагиаль, батиааль, эпипелагиаль и сублитораль; шлюз забирает воду из поверхностных слоев воды – эпипелагиали, а также сублиторали и литорали); 2) особенности экологии и поведения рыб.

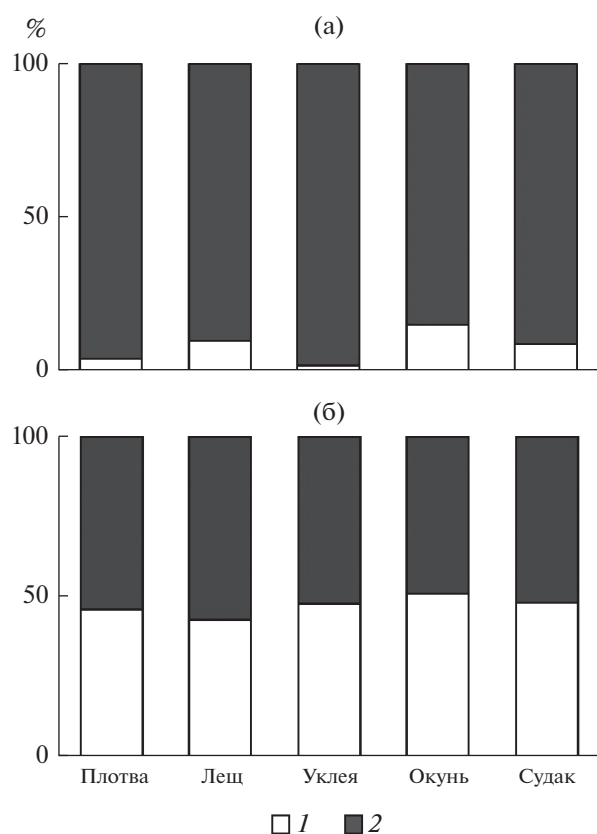


Рис. 3. Средняя концентрация молоди рыб в миграционном биотопе (руслевом потоке) Верхней Волги (а) и в Ивановском водохранилище (пелагиали) (б): 1 – день, 2 – ночь. Различия средних концентраций молоди днем и ночью в руслевом потоке реки были высоко достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.001$), а в пелагиали водохранилища недостоверны ($p > 0.05$) (по: (Павлов и др., 2019)).

В обобщенном виде комплекс экологических и поведенческих свойств видов и возрастных групп, в первую очередь, особенности пространственного распределения и их взаимодействие с зонами изъятия стока отражен в концепции “экологической зональности изъятия стока” (Павлов и др., 1999). Этот подход особенно полезен при анализе и сравнении закономерностей покатной миграции из большого числа водоемов с разными условиями изъятия стока. В конкретном случае, рассматриваемом в настоящей работе, отчетливо видно, что в регуляции эмиграции из водохранилища через разные типы водозаборов на первый план выходят особенности экологической зональности изъятия стока (рис. 6) и вертикального распределения рыб (рис. 7), рассматриваемые ниже.

Преобладание карповых рыб в литоральной зоне верхнего бьефа и окуневых в пелагиали (рис. 6б) закономерно воспроизводится в соотношении этих групп в относительном обилии мигрантов через ГЭС и шлюз (рис. 6в). Среди мигрантов через шлюз преобладали карповые рыбы, через ГЭС – окуневые.

Закономерности эмиграции, связанные с особенностями вертикального распределения молоди карповых и окуневых рыб, особенно наглядно проявляются при сравнении миграции разных возрастных групп – ранних и поздних личинок (рис. 7). Большая часть ранних личинок как карповых, так и окуневых рыб мигрировала через шлюз (рис. 7б), что обусловлено их преимущественно прибрежным и эпипелагическим распределением. Заглубление и отход поздних личинок в открытую часть водохранилища резко увеличивали долю мигрантов через водозабор ГЭС по сравнению со шлюзом (рис. 7в).

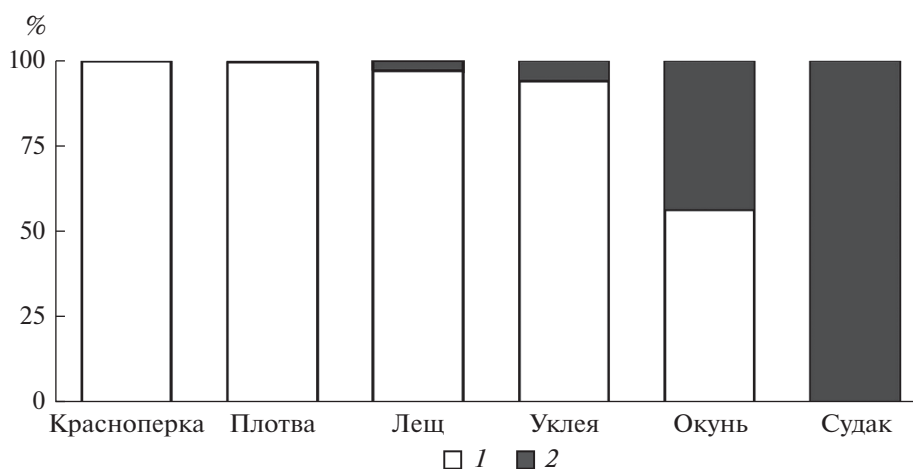


Рис. 4. Средняя относительная концентрация (%) в резидентном (1) и миграционном (2) биотопах Ивановского водохранилища карповых и окуневых рыб в период покатной миграции. 100% – суммарная концентрация одного вида. Различия между видами достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.01$) для всех пар видов, кроме плотвы с красноперкой ($p = 0.12$).

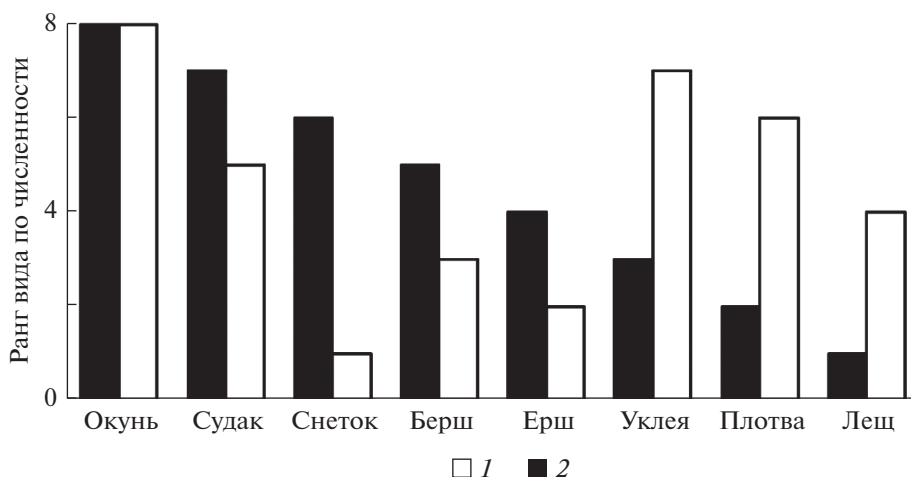


Рис. 5. Относительная численность (ранги) покатников через водозаборы Шекснинской ГЭС (1) и шлюза (2). Объем выборки (ГЭС/шлюз), экз.: окунь 22053/5438, судак 2469/203, снеток 2221/27, берш 548/79, ерш 327/63, уклея 298/465, плотва 79/346, лещ 43/161.

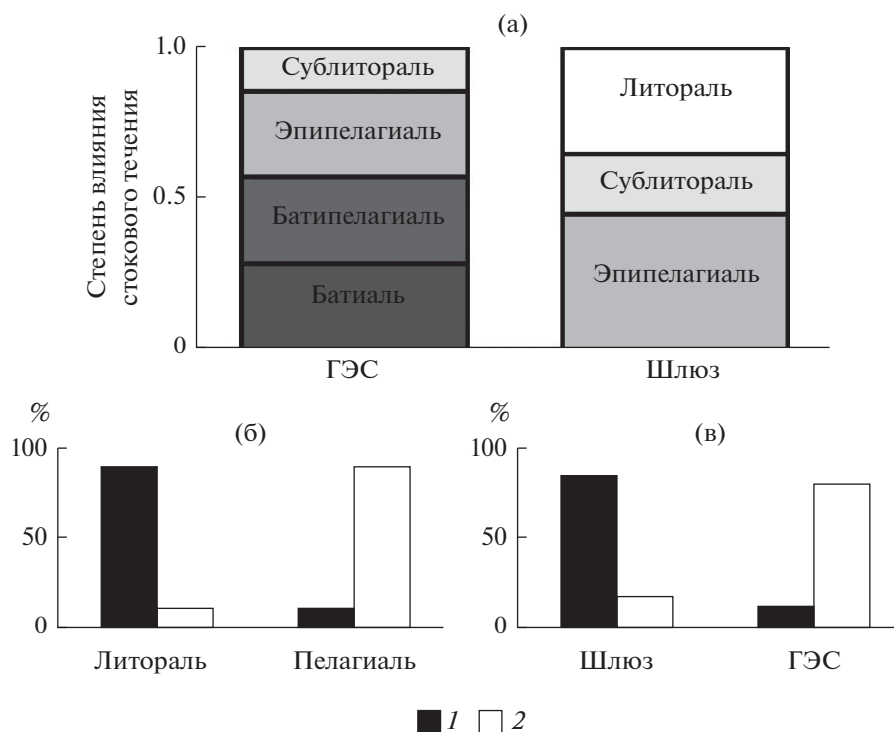


Рис. 6. Схема экологической зональности изъятия стока (а) и относительная численность (%) молоди карповых (1) и окуневых (2), обитающей в Шекснинском водохранилище (б) и эмигрирующей из него (в). 100% – суммарная численность рыб семейства во всех экологических зонах или в скате через оба водозабора. Объем выборки, экз.: карповые 7327, окуневые 51774. Различия в долях карповых и окуневых в разных экологических зонах и в скате через разные водозаборы достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.01$).

Следует отметить, что общая численность личинок окуневых среди мигрантов почти на порядок выше, чем карповых. Тяготение к пелагиали (рис. 4) и тенденция к большему заглублению (рис. 7а) окуневых в онтогенезе создает предпосылки к более интенсивной эмиграции молоди

окуневых из верхнего бьефа водохранилища. Таким образом, оба экологических фильтра – зона между резидентным и миграционным биотопами в водохранилище и зона взаимодействия между изъятием стока и биотопами приплотинного плеса – определяют более высокую миграционную

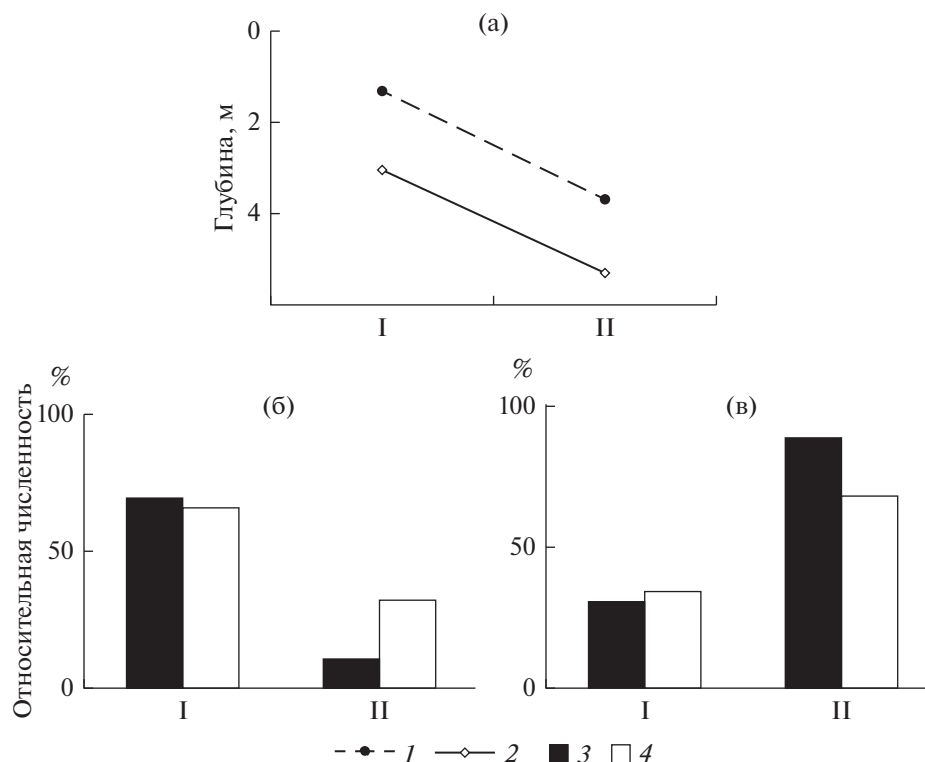


Рис. 7. Средняя глубина обитания ранних (I) и поздних (II) личинок карповых (1) и окуневых (2) в верхнем бьефе Шекснинского водохранилища (а) и относительная численность покатников карповых (3) и окуневых (4) через водозаборы шлюза (б) и ГЭС (в). 100% – суммарная численность рыб семейства в скате через оба водозабора. Объем выборки, экз.: карповые 6595, окуневые 47632. Все различия в долях покатников (по возрасту на одном водозаборе, и по водозабору при одном возрасте) достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.01$).

активность молоди окуневых по сравнению с молодью карповых в зарегулированной реке.

Фрагментация речного континуума при зарегулировании стока и разнообразие экологических фильтров

Большинство рек представляет собой континуум геоморфологических, физико-химических и биологических характеристик (Sedell et al., 1989; Vannote et al., 1980), создающий благоприятные условия для жизнедеятельности и миграций молоди рыб. Расположение нерестилищ большинства видов рыб выше по течению, чем нагульных биотопов их молоди, позволяет личинкам и малькам эффективно использовать транспортные возможности потока воды при расселении и поиске оптимальных условий нагула. Представляя собой континуум в продольном направлении, река гетерогенна в поперечном направлении, что выражается в существовании довольно резких топографических, гидрофизических и гидробиологических градиентов, создающих биотопическую гетерогенность для гидробионтов, в частности для мигрирующей молоди рыб (Wiens, 2002). Поскольку миграция представляет собой не монотонный процесс, а чередование перемещений в потоке (миграцион-

ный биотоп) и отдыха/нагула в прибрежье (резидентный биотоп), то естественная гетерогенность реки создает необходимые условия для покатной миграции как ступенчатого процесса (Павлов и др., 2019; Pavlov, Mikheev, 2017). К такой гетерогенности молодь речных рыб хорошо приспособлена в ходе длительной эволюции. В частности, резкие мелкомасштабные гидрофизические градиенты между миграционным и резидентным биотопами позволяют мигрантам регулярно покидать резидентный биотоп в вечерние сумерки и к рассвету возвращаться в прибрежье при прекращении ночной миграции в потоке (Павлов и др., 2019).

Биотопическая гетерогенность приобретает совершенно иной характер в зарегулированной реке, к чему рыбы, вероятно, пока не выработали необходимые поведенческие адаптации. Во вновь возникшей картине искусственной гетерогенности, кроме экологических барьеров (плотины и обширные пространства водохранилищ, нарушающих как нерестовые, так и покатные миграции), добавляются различные экологические фильтры, играющие важную роль модификатора покатной миграции молоди рыб.

Как известно, гетерогенность среды – биотопическая основа формирования мета-популяций

(Hanski, 1998; Lima, Zollner, 1996). Миграции – процессы, связывающие элементы мета-популяций (Burgess et al., 2012; Day et al., 2019). В естественной реке рыбы приспособлены к использованию речного континуума при всех типах миграций (нерестовые, нагульные, зимовальные). Зарегулирование рек меняет характер гетерогенности. Появляются экологические барьеры, прерывающие миграции, и экологические фильтры, по-разному меняющие характеристики миграций для разных видов и возрастных групп рыб. Речной континуум распадается на несколько частично изолированных биотопов, разделенных экологическими барьерами и фильтрами с разными механизмами влияния на миграции рыб и структуру популяций и сообществ.

Разнообразие экологических фильтров зависит в первую очередь от различий в физических структурах, определяющих их разную “проницаемость” для разных видов (групп) мигрантов (Zollner, Lima, 1999). К ним относятся морфологические (рельеф дна и береговой линии, топографическая гетерогенность прибрежной зоны) и гидрофизические характеристики (скорость и градиентная структура потока, векторизованность и изменчивость течений, прозрачность, температура). Эти характеристики влияют не только на миграции, но и на другие аспекты поведения рыб. В зоне выклинивания подпора в реках с высокой мутностью на миграцию ранней молоди может сильно влиять седиментация, приводящая к гибели пелагической икры и ранних личинок. Обширные водные пространства водохранилищ с недостатком ориентиров и изменчивой структурой течений значительно снижают скорость покатной миграции (Fahrig, 2007).

Механизмы торможения покатной миграции в водохранилище связаны не только с затрудненным перемещением молоди между резидентным и миграционным биотопами, но и сложной и изменчивой структурой течений, нередко без четко различимого руслового потока. В масштабе всего водохранилища замедление покатной миграции может быть обусловлено высоким уровнем морфологической (топографической) сложности водоема (Павлов и др., 2019). Селективная эмиграция молоди из водохранилища через плотины больше всего зависит от характера забора воды (глубинный или поверхностный) и взаимодействия стоковых течений с биотопами верхнего бьефа (литораль, батиналь, эпипелагиаль). Кроме того, что в зонах экологических фильтров, возникающих при зарегулировании рек, существенно меняются характеристики миграций (скорость, направление, синхронность), в них нередко наблюдается повышенная смертность мигрантов.

Под влиянием экологических фильтров на участке “река–водохранилище–нижний бьеф” трижды происходит резкая модификация видового и количественного состава мигрантов. Первая модификация определяется различной “проницаемостью” фильтра, связанного с лотическо-

лимнической трансформацией, прежде всего в зоне выклинивания подпора, а для некоторых реофильных видов – и в водохранилище в целом. Вторая модификация связана с условиями миграции рыб по водохранилищу как в масштабе всего водохранилища (водообмен и топографическая сложность водохранилища), так и при переходе из резидентного в миграционный биотоп и обратно. Третья модификация зависит от совпадения/несовпадения двух пространственно-временных структур – структуры распределения рыб в приплотинном участке и гидравлической структуры изъятия стока. В результате этих модификаций миграции количественный, видовой и возрастной состав мигрантов существенно изменяется. Например, из шести видов массовых покатников в р. Или выше Капчагайского водохранилища (судак, усач, елец, белый амур, балхашский окунь, илийская маринка) из самого водохранилища скатывается только один вид – судак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В гетерогенной среде различия между популяциями или сообществами могут формироваться не только благодаря различиям в абиотических и биотических условиях между биотопами обитания, но и благодаря влиянию экологических барьеров и фильтров, модифицирующих миграционную активность животных. Экологические барьеры, прерывая/затрудняя миграции, или экологические фильтры, обеспечивая селективный переход из одного биотопа в другой для разных видов рыб, влияют на формирование популяций и сообществ.

В незарегулированной реке взаимодействие между различными внутривидовыми группировками рыб может, в какой-то мере, нарушаться большим расстоянием, изредка естественными барьерами (водопады, озера), но, в целом, перемещения разной протяженности, включая продолжительные миграции, происходят по всей длине речного континуума. В зарегулированной реке появляется несколько частично изолированных друг от друга биотопов: оставшаяся незарегулированной часть реки выше водохранилища, водохранилище, притоки водохранилища, река ниже плотины. Экологические барьеры и фильтры прерывают или затрудняют перемещения взрослых рыб и молоди между этими биотопами, частично или полностью изолируя отдельные части популяции. Эти барьеры и фильтры – не просто физические структуры, модифицирующие миграцию. Их влияние на миграции проявляется в результате взаимодействий между поведением мигрантов и физическими структурами (градиентами, препятствиями). Существование и функционирование экологических барьеров и фильтров оценивается при комплексном изучении физических и биологических процессов и структур, формирующих характер миграции. Среди механизмов разного уровня, влияющих на характеристики ми-

грации молоди рыб (Pavlov, 1994), экологические фильтры могут быть особенно важными модификаторами покатной миграции в зарегулированных реках. Их селективным влиянием обусловлены не только изменения интенсивности и продолжительности миграции в водохранилище по сравнению с рекой, но и повышенная смертность мигрантов (в первую очередь от хищников) в градиентных зонах, разделяющих биотопы. Селективность влияния фильтров проявляется в разной степени для разных видов и возрастных группировок.

Экологические барьеры и экологические фильтры не следует противопоставлять друг другу. Эти понятия могут быть связаны с одними и теми же физическими структурами и отражают их влияние на разные стороны одного и того же процесса — миграции рыб. И экологические барьеры, и фильтры по своей природе — это динамическое взаимодействие двух пространственно-временных структур: структуры морфологических, гидрофизических и гидрохимических параметров водохранилища и структуры распределения мигрирующих рыб. Экологический барьер действует как препятствие, тормозящее или вовсе прерывающее миграцию. Экологический фильтр действует избирательно, препятствуя миграции одних видов в большей степени, чем других.

Понятия экологические барьеры и фильтры и представления о механизмах их функционирования могут быть полезны при моделировании и прогнозировании динамики популяций и сукцессий в естественных и зарегулированных речных экосистемах. Знание особенностей функционирования экологических фильтров важно при разработке мер по управлению миграциями и охране рыб, а также для понимания процессов формирования рыбного населения в частично изолированных биотопах зарегулированных рек (верховье реки, водохранилище — верхний бьеф, нижний бьеф). Например, кроме рыбопропускных сооружений для рыб, мигрирующих на нерест в верховья, учет пространственно-временных закономерностей миграций молоди через плотины с разными типами водозаборов позволит прогнозировать и влиять на селективную эмиграцию молоди в нижний бьеф. В зарегулированных водоемах возможности управления особенно велики вблизи плотин и водозаборов (регулирование времени и места забора воды) (Павлов и др., 1999).

Роль экологических фильтров может заключаться не только в селективном пропуске мигрантов из одного биотопа в другой на уровне видов. В этом случае фильтр действует как экологический фактор, влияющий на структуру сообществ в соседних биотопах. Не менее важной может быть другая микроэволюционная роль, определяющая работу фильтра как фактора отбора на внутривидовом уровне (Bonte et al., 2010; Chapman et al., 2011). Результатом такого отбора может быть снижение со временем миграционной активности той части популяции, которая остается “выше по

течению”. Альтернативная гипотеза: полиморфизм по мигрантности — резидентности постоянно воспроизводится, несмотря на эмиграцию (изъятие) более активных мигрантов. Эти гипотезы требуют проверки на зарегулированных речных системах разного возраста.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00015) (написание статьи) и Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” (сбор и анализ материалов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998. Москва: Наука.
- Камилов Г.К. 1973. Рыбы и биологические основы рыбохозяйственного освоения водохранилищ Узбекистана. Ташкент: Фан.
- Конобеева В.К. 1983. Влияние течений на распределение молоди рыб в водохранилищах // Вопр. ихтиол. Т. 23. Вып. 1. С. 108.
- Кудерский Л.А. 1986. Особенности структуры популяций промысловых рыб равнинных водохранилищ // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. XIX конф. Ашхабад: Ылым. С. 14.
- Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др. 1981. Покатная миграция молоди рыб в р. Волга и р. Или. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Островский М.П. 1991. Влияние расположения зоны изъятия стока на покатную миграцию рыб из водоемов (на примере Шекнинского водохранилища и Лозско-Азатского озера). Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова.
- Павлов Д.С., Алиев Д.С., Шакирова Ф.М. и др. 1994. Биология рыб Сарыязинского водохранилища. Москва: Гидропроект.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Михеев В.Н., Костин В.В. 2019. Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Роль экологических барьеров // Вопр. ихтиол. Т. 59. № 2. С. 204.
- Сальников В.Б. 2014. Гольцы семейства Nemacheilidae (Actinopterygii: Cypriniformes: Cobitoidei) водоемов Туркменистана // Selevinia. Зоологический ежегодник Казахстана и Центральной Азии. Т. 22. С. 40.
- Bonte D., Hovestadt T., Poethke, H.-J. 2010. Evolution of dispersal polymorphism and local adaptation of dispersal distance in spatially structured landscapes // Oikos. V. 119. P. 560. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17943.x>
- Burgess S.C., Treml E.A., Marshall D.J. 2012. How do dispersal costs and habitat selection influence realized population connectivity? // Ecology. V. 93. P. 1378.
- Chapman B.B., Bronmark C., Nilsson J.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration // Oikos. V. 120. P. 1764. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x>

- Day C.C., McCann N.P., Zollner P.A. et al. 2019. Temporal plasticity in habitat selection criteria explains patterns of animal dispersal // Behavioral Ecology. V. 30. № 2. P. 528. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary193>
- Dynesius M., Nilsson C. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world // Science. V. 266 P. 753. <https://doi.org/10.1126/science.266.5186.753>
- Fahrig L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes // Functional Ecology. V. 21. P. 1003.
- Fuiman L.A., Magurran A.E. 1994. Development of predator defences in fishes // Reviews in Fish Biology and Fisheries. V. 4. P. 145.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics // Nature. V. 396. P. 41.
- Kramer D.L., Rangeley R.W., Chapman L.J. 1997. Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decision // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 37.
- Lechner A., Keckeis H., Schludermann E. et al. 2013. Hydraulic forces impact larval fish drift in the free flowing section of a large European river // Ecohydrology. V. 7 № 2. P. 648. <https://doi.org/10.1002/eco.1386>
- Lechner A., Keckeis H., Humphries P. 2016. Patterns and processes in the drift of early developmental stages of fish in rivers: a review // Rev. Fish Biol. Fish. V. 26. P. 471. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9437-y>
- Lima S.L., Zollner P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes // Trends in Ecology & Evolution. V. 11. P. 131.
- May R.C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept // The early life history of fish. New York: Springer-Verlag. P. 3.
- Northcote T.G. 1984. Mechanisms of fish migration in rivers // Mechanisms of migration in fishes. New York; London: Plenum Press. P. 317.
- Pavlov D.S. 1994. The downstream migration of young fishes in rivers: mechanisms and distribution // Folia Zoologica. V. 43. P. 193.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N. 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 74. № 8. P. 1312. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
- Pelicice F.M., Pompeu P.S., Agostinho A.A. 2015. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of neotropical migratory fish // Fish and Fisheries. V. 16. № 4. P. 697. <https://doi.org/10.1111/faf.12089>
- Regulated Rivers. 1984. Oslo: Oslo University Press.
- Schludermann E., Tritthart M., Humphries P. et al. 2012. Dispersal and retention of larval fish in a potential nursery habitat of a large temperate river: an experimental study // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 69. № 8. P. 1302. <https://doi.org/10.1139/f2012-061>
- Sedell J.R., Richey J.E., Swanson F.J. 1989. The river continuum concept: A basis for the expected ecosystem behavior of very large rivers? // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 106. P. 49.
- Sedell J.R., Reeves G.H., Hauer F.R. et al. 1990. Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems // Environ. Manage. V. 14. № 5. P. 711.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. P. 130.
- Wiens J.A. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water // Freshwater Biol. V. 47. P. 501.
- Wolter C., Sukhodolov A. 2008. Random displacement versus habitat choice of fish larvae in rivers // River Research and Applications. V. 24. P. 661. <https://doi.org/10.1002/Rra.1146>
- Zollner P.A., Lima S.L. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements // Ecology. V. 80. P. 1019.
- Zwick P. 1992. Stream habitat fragmentation – a threat to biodiversity // Biodiversity Conservation. V. 1. P. 80.

Migrations of Young Fish in Regulated Rivers. Effects of Ecological Filters (Review)

D. S. Pavlov¹, V. N. Mikheev¹, *, and V. V. Kostin¹

¹Institute of Ecology and Evolution Russian Academy Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: vicnikmik@gmail.com

Compared to non-regulated rivers new ecological filters are formed in reservoirs, the structures (gradient zones between biotopes) which affect the behavior and distribution of juvenile fish and change parameters of the downstream migration. A distinct feature of filters is the selective effect on different species and age groups of migrants when they pass boundaries between biotopes. The differential transparency of boundaries considerably affects the composition of migrants and dispersal of juvenile fish over biotopes. These suggestions are confirmed by the data of long-term studies on downstream migration of juvenile Cyprinidae and Percidae in several reservoirs in Eurasia: Sheksna (Sheksna River), Ivankovo (Volga River), Kapchagay (Ili River), and Saryyazinsk (Murgab River) Reservoirs. The formation of ecological filters is shown in the zone of wedging out backwaters (lotic-limnetic transformation), in the zone between the littoral (resident) and pelagic (migratory) biotopes in the reservoir and in the near-dam part. Emigration of juveniles from the reservoir depends on the location of the water intake (deep-water or surface) and overlapping of water intake zones with spatial distribution of juvenile fish. Different selectivity of water intake sites of the hydroelectric power station located not far from each other and a navigation lock forms different (in species and age composition) complexes of emigrants. Mechanisms and consequences of functioning the ecological filters and ecological barriers are considered.

Keywords: juvenile fish, migratory behavior, downstream migration, ecological filters, river continuum, regulated rivers, reservoir, environmental heterogeneity, fragmentation of river system