

МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЫБ В ЗАРЕГУЛИРОВАННЫХ РЕКАХ. РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ БАРЬЕРОВ

© 2019 г. Д. С. Павлов¹, *, В. Н. Михеев¹, В. В. Костин¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: acad.pavlov@gmail.com

Поступила в редакцию 13.07.2018 г.

После доработки 13.07.2018 г.

Принята в печать 13.07.2018 г.

Представлены результаты анализа ранее опубликованных данных по характеристикам покатной миграции молоди карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae) рыб в р. Волга и водохранилищах Ивановское, Волгоградское и Цимлянское. Установлено, что при зарегулировании реки модификации миграций молоди речных видов рыб в первую очередь происходят за счёт трансформации гидрофизической и морфологической структуры водотока, создающей иную биотопическую картину, влияющую на разные стороны жизнедеятельности рыб, включая миграционное поведение. В отличие от естественной реки, в которой условия, определяющие характеристики покатной миграции, меняются постепенно от верховьев к низовьям, в зарегулированной реке формируются экологические барьеры – водохранилище и плотина, существенно меняющие эти условия. Ведущую роль в формировании этих барьеров и регуляции покатной миграции играют морфологическая сложность водоёма и интенсивность водообмена. Эти факторы работают как в масштабе всего водохранилища, так и в масштабе локальных биотопов, в которых проходит покатная миграция, и эффективно действуют поведенческие механизмы. Синергический эффект этих факторов (высокий индекс разветвленности водохранилища при низком водообмене) может снижать интенсивность эмиграции молоди рыб из водохранилища на несколько порядков.

Ключевые слова: Cyprinidae, Percidae, покатная миграция, молодь рыб, зарегулирование рек, водохранилище, миграционное поведение, интенсивность водообмена, морфологическая сложность водохранилища.

DOI: 10.1134/S0042875219020188

Нарушение миграций рыб – одно из самых серьёзных экологических последствий зарегулирования рек. Наибольшее внимание привлекает прерывание нерестовых миграций рыб вверх по реке вследствие строительства плотин. Пространственно-временные закономерности нерестовых миграций, поведение мигрантов и разработка конструкций для пропуска рыб через плотины – основные направления исследований по экологии миграций рыб в зарегулированных реках (Pavlov, 1989; Larinier, 2002; Noonan et al., 2012).

Покатная миграция молоди вниз по реке является не менее важной частью жизненного цикла рыб, обеспечивающей расселение (Шмидт, 1947; Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Павлов, 1994; Павлов и др., 2007), освоение новых пищевых ресурсов (Шмидт, 1947; Pavlov et al., 2008; Janac et al., 2013), обмен генами (Fuiman, Cowan, 2003), избегание конкуренции (Humphries, 2005) и повышение устойчивости сообщества (Roberts et al., 2013). В отличие от миграций взрослых рыб (Brönmark et al., 2014) покатная миграция молоди рассматрива-

лась как преимущественно пассивный процесс с малозначительным вкладом поведения (Павлов, 1979; Corbett, Powles, 1986; Wolter, Sukhodolov, 2008). Положение существенно изменилось в последние два десятилетия, когда поведение мигрирующей молоди рыб и мелкомасштабная гидравлическая структура потока оказались в центре внимания экологов (Pavlov et al., 2000, 2008; Павлов и др., 2007; Schludermann et al., 2012; Павлов, Скоробогатов, 2014; Lechner et al., 2016). Поведение молоди рыб в период покатной миграции оказалось сложно организованным, предсказуемым и в высокой степени адаптированным к гидравлической структуре и морфологии реки (Pavlov et al., 2008; Lechner et al., 2014, 2017; Павлов, Mikheev, 2017). Создание плотин и водохранилищ резко меняет гидравлическую и биотопическую структуру реки. Вместо речного русла, где резидентный (прибрежная зона) и миграционный (транзитный поток) биотопы тесно связаны друг с другом, появляются два не характерных для реки физических объекта – обширное водохрани-

лише с прибрежным мелководьем и открытой частью со слабо выраженными течениями и приплотинный участок с водозабором и потоком, выносящим мигрантов за пределы водохранилища (эмиграция).

Как изменившаяся структура реки влияет на условия реализации и пространственно-временные характеристики покатной миграции молоди рыб? Потомадромные (речные) рыбы могут завершить жизненный цикл, не покидая водохранилища. Среди них есть реофильные виды, распространение которых в зарегулированных реках ограничивается верховьями реки и притоками. Протяжённость покатной миграции и вероятность попадания в приплотинный плёс у таких видов невелика. Молодь других рыб, таких как щука *Esox lucius* и краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*, тесно связана с прибрежными биотопами, редко оказывается в пелагиали водохранилища (Павлов и др., 1981, 1999) и поэтому практически не попадает в приплотинные водозаборы. Основную массу покатников среди речных рыб составляют эврибионтные представители карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae) рыб, обитающие как в прибрежье, так и в пелагиали водохранилищ (Павлов и др., 1981, 1999).

Попадание молоди рыб в водозаборы ГЭС приводит к их массовой гибели и эмиграции, т.е. миграции за пределы системы – водохранилище с притоками. Это зависит от двух групп факторов: структуры биотопов и течений в озёрной части водохранилища; структуры биотопов и течений вблизи плотины (Павлов и др., 1999). В озёрной части при благоприятных условиях нагула рыбы могут надолго задерживаться в прибрежных резидентных биотопах. Если они выходят в открытую часть водохранилища (миграционный биотоп), то вероятность их попадания в приплотинный участок, водозаборы ГЭС и водосбросы возрастает.

Мы предполагаем, что эмиграция молоди рыб увеличивается при уменьшении сложности морфологической структуры водохранилища и увеличении водообмена. В период наиболее интенсивной покатной миграции молоди её параметры зависят как от локальных (мелкомасштабных) событий, происходящих в пределах суток, так и от макромасштабных процессов, формирующих сезонную динамику миграции и охватывающих все водохранилище. Поведение рыб играет наиболее существенную роль в мелкомасштабных процессах (Михеев, 2006; Павлов и др., 2007; Pavlov et al., 2008). В реке мы наблюдаем максимальную концентрацию мигрантов в потоке ночью и почти полное отсутствие днём (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014). Что происходит в водохранилище, где течения слабо выражены, а гидравлические градиенты гораздо менее резкие и более протяжённые? Меняется ли

суточная динамика покатной миграции в водохранилище по сравнению с рекой и как эти изменения отражаются на сезонной динамике покатной миграции и численности мигрантов, выносимых из водохранилища?

Цель работы – исследовать роль интенсивности водообмена и морфологической сложности водоёма в регулировании эмиграции молоди рыб из водохранилищ, а также сравнить условия реализации покатной миграции молоди рыб в реке и водохранилище. Мы предлагаем гипотезу о формировании экологических барьеров, возникающих при зарегулировании рек, и анализируем их влияние на характеристики покатной миграции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение и ранжирование факторов, влияющих на покатную миграцию, можно вести в двух направлениях: 1) накопление материалов на как можно большем числе объектов с широким спектром условий и последующим упорядочением (ранжированием) выявленных факторов (Павлов и др., 1999); 2) проверка конкретных рабочих гипотез на небольшом числе однородных объектов, различающихся по нескольким априори выделенным признакам. Второй подход требует наличия сравнимых комплексов данных о параметрах покатной миграции и условиях её реализации. Такие данные, прошедшие необходимую обработку и первичный анализ и пригодные для метаанализа, направленного на выявление ключевых факторов, были взяты из ряда наших публикаций, посвящённых покатной миграции молоди рыб в наиболее подробно изученных речных системах европейской части России. Таким образом, основной методический подход данной работы заключается в новом анализе уже опубликованных наших материалов (Павлов и др., 1981, 1999; Костин, 2014).

Натурные и экспериментальные исследования пространственных и временных закономерностей покатной миграции молоди речных рыб проводили в верховьях р. Волга и водохранилищах европейской части России: Ивановском (р. Волга, 1979–1980 и 1989–1990 гг.), Волгоградском (р. Волга, 1990–1991 гг.) и Цимлянском (р. Дон, 2005 г.). Выбранные водохранилища различаются по интенсивности водообмена и морфологической сложности. 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 были получены на единой методической основе, подробно изложенной ранее (Павлов и др., 1981, 1999; Костин, 2014). Главное внимание уделено количественным аспектам ми-

грации молоди двух групп речных рыб — карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae).

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 10–30 мин в зависимости от концентрации рыб и количества взвеси в воде. Сезонную динамику покатной миграции изучали круглогодично (два раза в месяц); наиболее подробно в период с мая по сентябрь (четыре 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 путём траления с помощью конических сетей на разных горизонтах. Детальное описание объёма материала, методов сбора, фиксации и обработки проб молоди рыб в реке, открытой части, приплотинном плёсе и нижнем бьефе водохранилища приводится в ряде публикаций (Павлов и др., 1981, 1999). Концентрацию мигрирующих рыб выражали числом особей в 1000 м³. При сравнении кривых суточной и сезонной динамики покатной миграции концентрацию рыб выражали в процентах от максимума. Методы экспериментальных исследований миграционного и резидентного поведения личинок рыб в реках изложены в работе Павлова с соавторами (2007).

Морфологическую сложность водохранилищ рассматривали в масштабе всего водохранилища и в масштабе отдельных биотопов. В первом случае это количественная оценка разветвлённости затопленного участка речной сети; во втором — соотношение резидентных и миграционных биотопов, а также транзитной зоны между ними. Для оценки разветвлённости затопленного участка речной сети рассчитывали индекс разветвлённости (I) по формуле: $I = C/R$, где C — общая длина затопленных участков притоков реки, R — длина затопленного участка русла реки. Данные для расчётов взяты из схем водохранилищ (Павлов и др., 1999).

Исследования эмиграции рыб из Ивановского и Волгоградского водохранилищ продолжались 14–15 мес. и захватывали два летних сезона, поэтому при расчёте годовой численности эмигрантов данные в перекрывающиеся летние съёмки усредняли. Такое усреднение было оправдано, поскольку оценки численности мигрантов, полученные в разные годы, различались не более чем на 20%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эмиграция рыб из водохранилища. Роль интенсивности водообмена и морфологической сложности водоёма

Динамика численности и продуктивность популяций рыб в водохранилищах зависят не только от условий нереста и нагула, но и от интенсивности эмиграции рыб через водозаборы приплотинного плёса. Первым приближением к оценке роли покатной миграции в экологии популяций и экосистемы зарегулированной реки может служить сравнение параметров миграции из водохранилищ одной климатической зоны, близких по размерам и составу рыбного населения, но различающихся по отдельным факторам, предположительно влияющим на параметры покатной миграции. Как мы предположили выше, в масштабах всего водохранилища такими факторами могут быть интенсивность водообмена и морфологическая сложность водохранилища. На важность первого фактора указывает отрицательная корреляция между интенсивностью водообмена и биомассой рыб в пелагиали водохранилищ Волги и Камы (Pavlov, Vilenkin, 1989). Роль морфологической сложности водохранилища в регуляции покатной миграции не исследовали, но отдельные локальные эффекты биотопической неоднородности в миграционном поведении молоди рыб (Pavlov et al., 2008; Lechner et al., 2016; Pavlov, Mikheev, 2017) позволяют предположить, что макромасштабная неоднородность среды может существенно влиять на эмиграцию речных рыб за пределы водохранилища. Выбранные нами водохранилища (Иваньковское, Волгоградское и Цимлянское) близки по площади, расположению водозабора в плотине ГЭС и составу рыбного населения, но значительно различаются по коэффициенту годового водообмена (в 14 раз) и морфологической сложности (в 61 раз) (таблица).

Самая высокая численность эмигрантов была зарегистрирована в Волгоградском водохранилище, из которого за год выносилось на несколько порядков больше рыб, чем из близкого по площади Ивановского водохранилища (таблица). Важно подчеркнуть, что годовой коэффициент водообмена Ивановского водохранилища в 1.5 раза выше, чем Волгоградского. Очевидно, что столь значительные различия в величине эмиграции в большей степени связаны с другими факторами, перекрывающими влияние водообмена. По нашему мнению, одним из таких факторов служит морфологическая сложность водохранилища, влияющая не только на биотопическую структуру водоёма, но и на структуру течений, от которой в высокой степени зависят параметры покатной миграции. Индекс разветвлённости Ивановского водохранилища на два порядка выше, чем Волгоградского. Мы предполагаем, что, несмотря на бо-

Эмиграция молоди рыб из водохранилищ Волги и Дона (по: Павлов и др., 1999; Костин, 2014)

Показатель	Водохранилище		
	Цимлянское	Волгоградское	Иваньковское
Площадь водного зеркала, км ²	2700	3100	3278
Вылов рыбы за год, кг/га	36.0	12.0	10.5
Годовой коэффициент водообмена	0.93	8.00	12.95
Индекс разветвлённости водохранилища	0.68	0.03	1.83
Численность эмигрантов за год*, × 10 ⁶ экз.:	0.40	35137	10.39
– <i>Alburnus alburnus</i>	0.32	680	4.01
– <i>Rutilus rutilus</i>	0.04	600	0.41
– <i>Abramis brama</i>	0.01	657	5.01
– <i>Sander lucioperca</i>	0.03	33200	0.96

Примечание. * Приведены данные только для видов рыб, встреченных во всех трёх водохранилищах.

лее интенсивный водообмен, сложная морфологическая и биотопическая структура Иваньковского водохранилища эффективно препятствует эмиграции молоди рыб. Меньше всего рыб эмигрировало из Цимлянского водохранилища, существенно отличающегося от Волгоградского как по индексу разветвлённости (более чем на порядок), так и по водообмену (почти в 10 раз).

В Цимлянском водохранилище наблюдалась самая высокая рыбопродуктивность (таблица). Она в три раза превышала величины, полученные для Волгоградского и Иваньковского водохранилищ. Естественно предположить, что обилие молоди даже при довольно низком водообмене (в 10 раз ниже, чем в Иваньковском и Волгоградском водохранилищах) должно приводить к эмиграции из Цимлянского водохранилища всего лишь в три–четыре раза более низкой, чем из двух других. В действительности это различие гораздо больше: эмиграция из Иваньковского водохранилища на два порядка, а из Волгоградского на шесть порядков выше, чем из Цимлянского. Вероятно, низкая эмиграция из Цимлянского водохранилища, обусловленная в первую очередь его морфологической сложностью в сочетании с низким водообменом, способствует снижению эмиграционной убыли в популяциях и повышению общей рыбопродуктивности. Другими словами, эмиграция молоди рыб из водохранилища – это не механический вынос, интенсивность которого пропорциональна обилию молоди и величине водообмена, а многоступенчатый экологический процесс, на который влияют не только характеристики взаимодействий в приплотинном плёсе, но и во всём водохранилище.

Экологические барьеры в зарегулированных реках

В естественных реках эволюционно сложившееся поведение мигрирующей молоди даёт воз-

можность перемещаться из резидентного биотопа в миграционный в тёмное время суток и возвращаться с рассветом (Pavlov, Mikheev, 2017). В период сезонного миграционного окна молодь карповых и окунёвых рыб многократно совершает такие суточные перемещения, мигрируя вниз по течению до тех пор, пока не найдёт пригодный для нагула участок реки. В зарегулированной реке в ходе покатной миграции рыбы могут оказаться в приплотинном плёсе, откуда значительная часть мигрантов эмигрирует из водохранилища и теряется для популяций. Пополнение популяций за счёт нерестовых миграций из нижнего бьефа практически невозможно, если плотина не оснащена эффективно работающим рыбопропускным сооружением. Таким образом, роль плотин как экологического барьера для миграций рыб очевидна. Гораздо менее очевидно действие и экологическая роль другого барьера – самого водохранилища. Выявление изменившихся условий, важных для реализации покатной миграции, и характеристик миграции в водохранилище – основная задача этого раздела работы.

Чтобы понять механизмы контроля покатной миграции в зарегулированной речной системе и её роль в функционировании популяции, необходимо сравнить характер миграции в реке и в водохранилище, утратившем большинство черт лотической системы, а также выявить факторы, определяющие изменчивость основных параметров покатной миграции.

Водохранилище как экологический барьер. Покатная миграция молоди рыб в реке представляет собой циклический многоступенчатый процесс, включающий в себя следующие фазы: выход вечером из прибрежной зоны (резидентный биотоп) в транзитный поток (миграционный биотоп), перемещение ночью в транзитном потоке, выход утром из потока в прибрежье, пребывание большую часть суток в прибрежье (Lechner et al.,

2016; Pavlov, Mikheev, 2017). В период покатной миграции, который у большинства обитателей европейских рек длится дни–недели, этот цикл повторяется неоднократно. Повышенная концентрация мигрантов ночью в транзитном потоке рек умеренной зоны обычно наблюдается в течение 2–4 ч. Чем дальше находится молодь в миграционном биотопе в пределах суточного цикла и чем большее число суточных циклов включает в себя сезонное миграционное окно, тем ниже по течению реки окажутся рыбы. У наиболее многочисленных представителей карповых (плотва *Rutilus rutilus*) и окунёвых (окунь *Perca fluviatilis*) покатная миграция наблюдается в течение 1.0–1.5 мес. (Pavlov, Mikheev, 2017).

В незарегулированных реках резидентный и миграционный биотопы, как правило, сближены и отделены сравнительно узкой (сантиметры–десятки сантиметров) переходной зоной с резко меняющимися характеристиками потока (Schludermann et al., 2012; Pavlov, Mikheev, 2017). Активный выбор участков с соответствующим течением в переходной зоне (Павлов, Штаф, 1981; Павлов и др., 2007) обеспечивает регулярное перемещение молоди рыб между резидентным и миграционным биотопами. Особенно важна роль поведения в регуляции покатной миграции в переходные периоды (утренние и вечерние сумерки) в зонах с резкими градиентами физических факторов (границы раздела между прибрежными биотопами и транзитным потоком). В реках такие градиентные зоны отделяют резидентные (прибрежье) и миграционные (поток) биотопы и играют ключевую роль в регуляции суточной динамики покатной миграции – выходе в поток вечером и возвращении в прибрежный биотоп утром (Павлов и др., 2007; Pavlov, Mikheev, 2017).

В водохранилище эта структура существенно меняется: увеличиваются размеры резидентного биотопа, миграционный биотоп из транзитного векторизованного потока превращается в обширную водную массу, переходная зона между резидентным и миграционным биотопами становится более широкой и размытой (менее структурированной). Как распределяются сеголетки массовых видов рыб (карповые и окунёвые) в резидентных и миграционных биотопах водохранилища? Стремятся ли они удерживаться в прибрежье, где структурированная среда обеспечивает эффективное пищевое и оборонительное поведение (Михеев и др., 2010), или, как в реке, свободно перемещаются между резидентным и миграционным биотопом в течение суток?

В водохранилище молодь наиболее многочисленных видов рыб (плотва, окунь) появляется в миграционном биотопе на 2–3 недели позже, чем в реке (Pavlov, Mikheev, 2017), а общая продолжительность периода покатной миграции увеличивается

на 4–6 недель. Перест рассматриваемых видов рыб в водохранилище происходит в прибрежной зоне (рис. 1), где в основном и концентрируется ранняя молодь карповых (рис. 1а–1в, 1е), а судак *Sander lucioperca* и окунь быстро покидают указанную зону (рис. 1г, 1д). Задержка в начале миграции связана, по-видимому, со слабыми локомоторными и ориентационными возможностями ранней молоди, не позволяющими ей преодолевать обширное слабо структурированное пространство транзитной зоны и попадать в открытую часть водохранилища (миграционный биотоп). Слабая структурированность и нечёткость границ между резидентным и миграционным биотопом в водохранилище удлиняет сроки миграции молоди рыб в водохранилище по сравнению с рекой.

Ещё сильнее различается суточная ритмика покатной миграции в реке и водохранилище. Важнейшая черта покатной миграции молоди рыб в реке – выраженная суточная периодичность (Northcote, 1984; Pavlov, Mikheev, 2017). Перемещение рыб вниз по течению с транзитным потоком воды занимает сравнительно небольшую часть суточного цикла и происходит чаще всего ночью. Активный выход мигрантов в поток вечером и возвращение утром в прибрежный резидентный биотоп происходит в сравнительно узкой градиентной зоне (Lechner et al., 2014; Pavlov, Mikheev, 2017). Перемещение между потоком и прибрежьем происходит за счёт поведения рыб, активно выбирающих зону градиентного потока с оптимальной скоростью (Павлов, Штаф, 1981; Павлов и др., 2007), а также под влиянием поперечной составляющей потока (Lechner et al., 2014). Если в реке подавляющее большинство мигрантов находится в миграционном биотопе ночью (рис. 2а) (Pavlov, Mikheev, 2017), то в водохранилище концентрация мигрантов в миграционном биотопе примерно одинакова как днём, так и ночью (рис. 2б).

Это может быть связано с разобщённостью резидентных и миграционных биотопов в водохранилище. Оказавшись в тёмное время в открытой части водохранилища, молодь не может быстро вернуться в прибрежье, что приводит к её накоплению в миграционном биотопе (пелагиали водохранилища). В дальнейшем под влиянием стоковых и иногда ветровых течений значительная часть этих рыб перемещается в направлении приплотинного плёса, откуда они могут выноситься через плотину за пределы водохранилища. Сравнение концентрации молоди рыб в толще воды (в миграционном биотопе) вблизи плотины (50–200 м) и в 2–3 км выше по течению подтверждает это предположение: вблизи плотины концентрация наиболее многочисленных карповых и окунёвых рыб значительно больше, чем выше по течению (рис. 3). Такое накопление мигрирующей молоди в при-

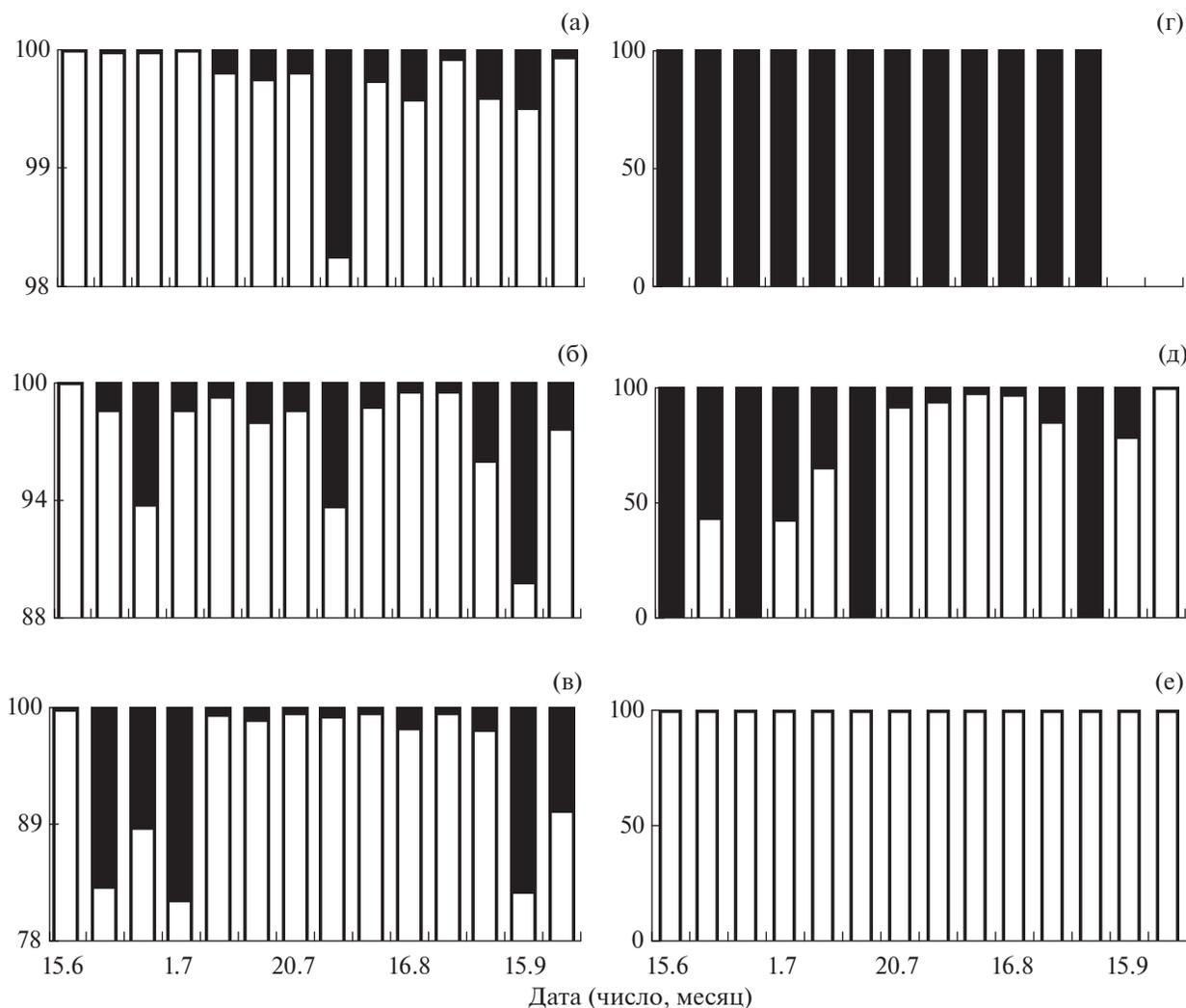


Рис. 1. Относительная среднесуточная концентрация (%) молоди рыб в миграционных (■) и резидентных (□) биотопах Ивановского водохранилища в июне–сентябре 1992 г., по данным суточных съёмов (Павлов и др., 1999): а – плотва *Rutilus rutilus*, б – лещ *Abramis brama*, в – укляк *Alburnus alburnus*, г – судак *Sander lucioperca*, д – окунь *Perca fluviatilis*, е – краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*.

плотинном плёсе указывает на роль плотины как экологического барьера для эмиграции молоди рыб из водохранилища. Рассмотрим основные причины, определяющие интенсивность эмиграции и видовой состав мигрантов.

Плотина как экологический барьер. Видовой состав мигрантов и их концентрация в потоке, выносящем рыб за пределы водохранилища, зависят от многих абиотических и биотических факторов, среди которых ведущую роль играют размещение водозабора, гидравлические характеристики потока, морфологическая структура прилегающих к потоку биотопов, освещённость, пространственное распределение и поведение мигрантов (Павлов и др., 1999). Сравнение покатной миграции рыб из широкого спектра водоёмов с разнообразным набором характеристик существенно упроща-

ется, если воспользоваться интегральным показателем ЭЗИС (экологическая зональность изъятия стока), отражающим взаимодействие структуры распределения молоди рыб со структурой стоковых течений (Павлов и др., 1999). В данной статье материал для анализа получен на водохранилищах со сходными условиями изъятия стока. Основные различия между ними связаны с интенсивностью водообмена и морфологической сложностью.

Изменение структуры резидентных и миграционных биотопов, вызванных зарегулированием рек, существенно меняет суточную и сезонную динамику покатной миграции. В большинстве водохранилищ интенсивное стоковое течение восстанавливается лишь вблизи плотины. В приплотинном плёсе резидентный и миграционный биотопы, удалённые друг от друга на протяжении

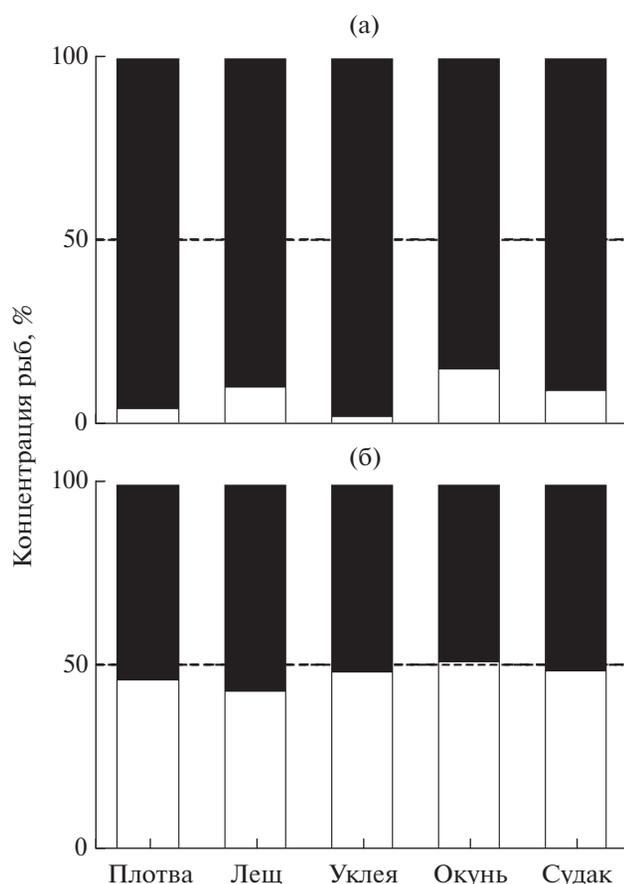


Рис. 2. Средняя концентрация молоди рыб в миграционном биотопе верхней Волги (а) и Иваньковского водохранилища (б) (по: Павлов и др., 1981, 1999) ночью (■) и днём (□): а – русловой поток, различия средних значений днём и ночью в реке высоко достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.001$); б – пелагиаль водохранилища ($p > 0.05$).

большой части водохранилища, вновь сближаются. Транзитный поток при этом приобретает форму гидродинамической воронки, сужающейся в направлении водозабора плотины. В отличие от речных условий, где перемещения между резидентным и миграционным биотопами в основном определяются горизонтальными перемещениями молоди рыб, вблизи плотины с увеличением глубины значительно возрастает роль вертикальных перемещений рыб. Эти перемещения в условиях глубинного водозабора ГЭС могут существенно влиять на характеристики покатной миграции рыб. При зарегулировании рек модификации этих важнейших характеристик покатной миграции молоди рыб, суточной и сезонной динамики, могут быть столь значительными и разнообразными, что каждая из них заслуживает отдельной статьи. В данной работе мы ограничимся лишь отдельными примерами, показывающими расширение миграционного окна – увеличение продолжи-

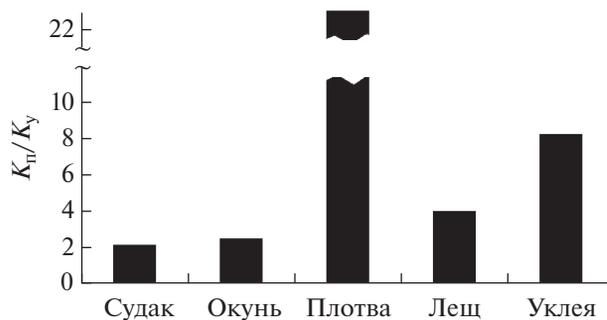


Рис. 3. Отношение концентраций молоди рыб в толще воды в районе изъятия стока в Иваньковском водохранилище (по: Павлов и др., 1999) у плотины (K_p) к таковым на удалении 2–3 км от неё (K_y); различия K_p и K_y достоверны для всех видов (критерий Стьюдента, $p < 0.05$).

тельности периода покатной миграции из водохранилища по сравнению с рекой в суточном и сезонном масштабе.

Суточная динамика покатной миграции (рис. 4). Покатная миграция молоди большинства видов речных рыб обычно имеет чёткий суточный ритм с хорошо выраженным максимумом в тёмное время. Исключения возникают при изменении условий зрительной ориентации. В очень мутной воде или в условиях полярного дня миграция наблюдается как днём, так и ночью (Павлов, Mikheev, 2017).

В водохранилищах с глубинным водозабором на ГЭС наблюдается выраженная тенденция к расширению суточного миграционного окна для многих рыб (Павлов и др., 1981, 1999). Однако эта закономерность у представителей разных таксономических групп различается. Так миграция окунёвых через водозборы Иваньковской плотины на Верхней Волге происходит в течение всех суток (рис. 4в), а в расположенном неподалёку естественном участке русла Волги она приурочена строго к сумеречно-ночному периоду (рис. 4а). У карповых рыб эта тенденция выражена гораздо слабее (рис. 4б, 4г). Причиной столь сильных различий между двумя самыми многочисленными группами речных рыб служит разное пространственное распределение их молоди. Молодь окунёвых (преимущественно *P. fluviatilis*) в течение всех суток находится в среднем в более глубоких слоях воды и попадает в глубинный водозабор как в тёмное, так и в светлое время суток. Молодь карповых (преимущественно *R. rutilus*) днём держится в основном в верхних слоях воды и вблизи ориентиров, что позволяет ей за счёт гидростатической реакции сопротивляться потоку и оставаться в водохранилище (Павлов и др., 1999). Тенденцию к массовому попаданию в глубинный водозабор окунёвых рыб подтверждают наши данные по мигра-

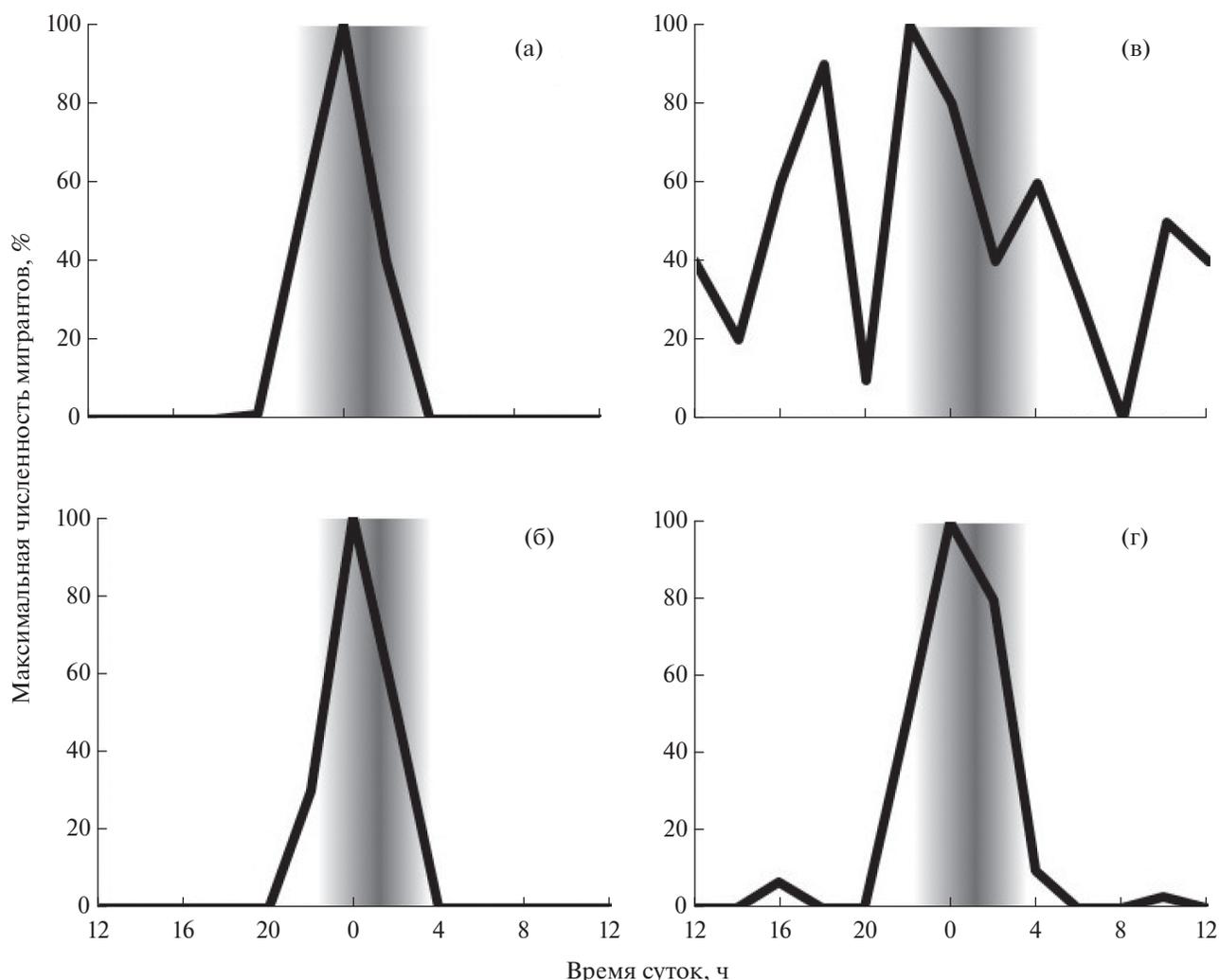


Рис. 4. Суточная динамика покатной миграции окунёвых (*Percidae*) (а, в) и карповых (*Cyprinidae*) (б, г) рыб (по: Павлов и др., 1981, 1999) в естественном участке русла верхней Волги (а, б) и через водозабор Ивановской плотины (в, г); (■) – сумеречно-ночной период суток. Суточная динамика миграции в реке и из водохранилища статистически различается у окунёвых (критерий Колмогорова–Смирнова, $p < 0.05$) и не отличается у карповых рыб.

ции мальков судака в условиях недостатка подходящего корма (Павлов и др., 1988).

Плотины ГЭС и связанные с ними водозаборы влияют не только на количественные характеристики покатной миграции молоди рыб, но и работают как экологический фильтр, пропуская мигрирующих рыб не пропорционально их концентрации в воде, а селективно, сдвигая относительную численность отдельных видов. По-видимому, при миграции молоди по водохранилищу также происходит изменение пропорций отдельных видов в общем комплексе мигрантов. Работа этого экологического фильтра исследована гораздо хуже, чем процессы в приплотинном плёсе. Влияние экологических фильтров на качественные параметры покатной миграции молоди рыб в водохранилище требует отдельного рассмотрения.

Сезонная динамика покатной миграции. Закономерности сезонной динамики эмиграции из водохранилища с глубинным водозабором заметно отличаются от наблюдавшихся в реке (рис. 5). Основные различия связаны с более поздним началом массовой покатной миграции в водохранилище и более широким по сравнению с рекой миграционным окном. Удлинение периода покатной миграции способствует не только увеличению общей численности эмигрантов, но и влияет на размерно-возрастной состав мигрантов. Сдвиг и расширение летнего пика численности способствует значительно увеличению доли более крупной молоди среди эмигрантов, что приводит к изъятию из популяции репродуктивно ценных рыб. В осенний и зимний периоды эти потери, несмотря на снижение численности мигрантов, могут быть ещё более значительны. В этот пери-

од, когда численность молоди в популяции падает, а условия существования в водохранилище ухудшаются, потеря заметной доли подросших и прошедших через период высокой смертности рыб особенно значима для популяции. Сравнение приведённых на рис. 5 кривых сезонного хода покатной миграции позволяет предполагать, что, по крайней мере для окунёвых, плотины с глубинным водозабором могут служить фактором избирательной смертности. В таких условиях как при анализе динамики численности популяций в водохранилище, так и при разработке мер по их охране следует учитывать не только летний максимум численности мигрантов, но и эмиграцию молоди в осенне-зимний период.

Влияние экологических барьеров на покатную миграцию молоди рыб в зарегулированной реке

Изучение покатной миграции молоди рыб в реках, как естественных, так и зарегулированных, прошло через продолжительный период накопления эмпирических данных, анализ основных закономерностей и выявление механизмов миграционного поведения. Сравнение обширного материала, полученного в результате натурных исследований, с данными лабораторных экспериментов и экспериментов *in situ* позволило сформулировать концепцию многоуровневого регулирования покатной миграции (Pavlov, 1994; Павлов и др., 1999, 2007; Pavlov, Mikheev, 2017). В её основе лежат представления о взаимодействии поведенческих, экологических и гидрофизических факторов, определяющих интенсивность, динамику миграции и состав комплекса мигрантов. Эту иерархически организованную многоуровневую концепцию следует рассматривать как методологическую основу прогнозирования характеристик покатной миграции в условиях как естественной изменчивости речных систем, так и в зарегулированных реках.

Модификации миграций молоди речных видов рыб в первую очередь происходят вследствие трансформации гидрофизической и морфологической структуры реки, создающей существенно иную биотопическую картину, влияющую на разные стороны жизнедеятельности рыб, включая миграционное поведение. В отличие от реки, в которой условия, определяющие характеристики покатной миграции, меняются постепенно от верховьев к низовьям, в водохранилище формируются экологические барьеры, существенно меняющие эти условия. На первый взгляд, основным барьером служит плотина, резко меняющая условия миграций как вверх, так и вниз по течению. Проведённый нами в данной работе анализ закономерностей и механизмов покатной миграции в условиях водохранилища показал, что роль

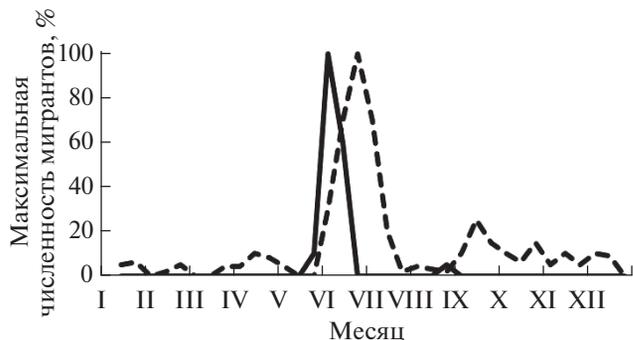


Рис. 5. Сезонная динамика покатной миграции окуня *Perca fluviatilis* (по: Павлов и др., 1981, 1999) в естественном участке русла верхней Волги (—) и через водозабор Ивановской ГЭС (---); различия достоверны (критерий Колмогорова—Смирнова, $p < 0.01$).

водохранилища как экологического барьера не менее важна и разнообразна, чем роль плотины.

Из макрохарактеристик водохранилища как экосистемы, важнейшей частью которой являются потамодромные рыбы, следует выделить морфологическую сложность водоёма и интенсивность водообмена. Морфологическая сложность проявляется в разных масштабах и определяет структуру физической матрицы, которая формирует условия реализации миграционного поведения молоди рыб. В концепции механизмов многоуровневого контроля покатной миграции рыб (Pavlov, 1994; Pavlov, Mikheev, 2017) морфологическая сложность влияет не столько на поведение рыб в миграционном биотопе (потоке воды), влияя на характеристики потока и условия ориентации, сколько на вероятность прекращения миграции при заносе рыб ветровыми течениями в резидентные биотопы. Это существенно увеличивает как продолжительность миграции (возраст мигрирующих рыб), так и снижает количество рыб, достигающих района изъятия стока, где стоковые течения преобладают над ветровыми. Такой механизм работает в масштабе всего водохранилища. Водоохранилища со сложной морфологией, состоящие из извилистой русловой части и системы заливов разного порядка, оси которых расположены под разным углом друг к другу, могут настолько эффективно задерживать мигрирующую молодь речных рыб, что эмиграция через плотину снижается на несколько порядков. Этот эффект морфологической сложности хорошо виден при сравнении миграции молоди из Волгоградского и Ивановского водохранилищ с близкой величиной водообмена (таблица). Самое низкое значение численности эмигрантов получено для Цимлянского водохранилища, что, по-видимому, связано с синергическим эффектом высокой морфологической сложности и низкого водообмена.

Интенсивность водообмена влияет на структуру стоковых течений в водохранилище, на перемещение мигрантов в водохранилище и вынос их за его пределы через водозаборы плотины. Особенно отчётливо это влияние выражено в случае с рыбами, населяющими пелагиаль водохранилищ. В водохранилищах Волги и Камы наблюдалась достоверная отрицательная зависимость между биомассой рыб в пелагиали и интенсивностью водообмена (Pavlov, Vilenkin, 1989). В случае с молодью речных рыб в период покатной миграции связь численности эмигрантов с интенсивностью водообмена может быть не столь чёткой и очевидной. Причиной этого служит влияние другого, по-видимому, более мощного фактора — морфологической сложности водохранилища.

Влияние морфологической сложности на параметры покатной миграции в зарегулированной реке следует рассматривать на двух уровнях: 1) в масштабе всего водохранилища (макромасштаб), где мигранты оказываются в большом объёме слабо структурированной пелагиали и не могут в пределах суточного миграционного цикла регулярно перемещаться между миграционным и резидентным биотопом (в реке мигранты каждый вечер выходят из прибрежного резидентного биотопа в транзитный поток, а до рассвета покидают миграционный биотоп и возвращаются в резидентный); 2) в масштабе микробиотопов (микромасштаб), где мигранты активно используют элементы морфологической неоднородности среды как ориентиры и убежища.

В морфологически простом водохранилище (Волгоградское) мигрантам трудно возвращаться из открытой части водохранилища с выраженным стоковым течением в прибрежье, и они с высокой вероятностью оказываются в приплотинном плёсе, откуда легко могут эмигрировать из водохранилища. В морфологически сложном водохранилище (Цимлянское) слабые стоковые течения в руслевой части и в заливах и относительно высокая роль ветровых течений позволяют мигрантам сравнительно легко попадать в резидентные биотопы прибрежья при случайном переносе течениями. В условиях изменчивых ветровых течений искривлённые заливы и русло водохранилищ, подобных Цимлянскому, действуют как “гидравлические ловушки”, удерживающие мигрантов от переноса вниз по течению к плотине. Кроме того, в морфологически сложном водохранилище, насыщенном ориентирами разного масштаба, мигранты гораздо чаще оказываются в биотопах, где заметную роль играет их поведение. Мелкомасштабная морфологическая сложность влияет на локальные условия жизнедеятельности мигрантов в резидентных биотопах, где их большая часть круглосуточно обитает в течение значительной части сезонного миграционного окна. Эти условия зависят от ёмкости резидентных биотопов

(продуктивность и доступность ресурсов) и пригодности биотопов для ориентации и локомоции.

Рассмотренные выше закономерности и механизмы покатной миграции в водохранилищах создают представление о процессах, формирующих условия для эмиграции рыб из водоёма. В первую очередь это аккумуляция рыб в приплотинном плёсе. Параметры миграции через плотину зависят от многих естественных и антропогенных факторов абиотической и биотической природы (Павлов и др., 1999). Зона взаимодействия стоковых течений вблизи плотины с экологической зональностью распределения рыб образует своего рода экологический фильтр, получивший название “экологическая зональность изъятия стока” (Павлов и др., 1999). Этот фильтр в значительной степени формирует структуру той части рыбного населения, которая эмигрирует из водохранилища. Не менее значительным может быть эффект от работы другого экологического фильтра — самого водохранилища, который мы рассматривали в данной статье. Физической основой этого фильтра служит, в первую очередь, его морфологическая сложность. При значительном снижении уровня воды в водохранилище роль морфологической сложности в регулировании покатной миграции может, по-видимому, существенно меняться. Это предположение требует специального изучения.

Как это ни парадоксально на первый взгляд звучит, по условиям реализации миграционного поведения молоди рыб морфологически сложные разветвлённые водохранилища больше похожи на естественные реки, чем водохранилища руслового типа. Ведущую роль в этом, по-видимому, играют эффекты гетерогенности среды разного масштаба, оказывающие существенное влияние как на структуру, так и на биологические взаимодействия в экосистемах (Михеев, 2006; Kovalenko et al., 2012).

Закономерности покатной миграции молоди рыб в реке и в водохранилище существенно различаются, что, по-видимому, связано с радикальным изменением физических условий, в которых реализуется комплекс миграционного поведения (Pelicice et al., 2015). Само поведение молоди рыб, мигрирующих в реке и водохранилище, вероятно, не меняется. В первую очередь это относится к положительной реакции на течение в тёмное время суток, что приводит к ночному максимуму миграционной активности. В зависимости от освещённости рыбы по-разному ведут себя в градиентном потоке. В тёмное время (<30 лк) они выбирают зоны потока с высокой скоростью, а в светлое время (>30 лк) — с низкой (Павлов и др., 2007; Pavlov, Mikheev, 2017). Проведённое исследование даёт основание предполагать, что основную роль в модификации закономерностей покатной миграции

молоди потамодромных рыб при зарегулировании рек играет изменившаяся гидрофизическая и морфологическая структура речной системы. Это положение справедливо как в масштабе всего водохранилища, так и в масштабе локальных биотопов, в которых проходит покатная миграция и эффективно действуют поведенческие механизмы.

У нас пока нет оснований предполагать, что в результате зарегулирования рек у молоди рыб появляются новые элементы поведения, адаптивные в условиях водохранилища. Скорее под влиянием изменившихся условий отбора мы можем ожидать сдвиги в соотношении численности рыб, проявляющих миграционный и резидентный стереотипы (поведенческий полиморфизм), которые наблюдаются в популяциях карповых и лососёвых (*Salmonidae*) рыб в незарегулированных реках (Pavlov, Mikheev, 2017). Проверка этих предположений требует специальных поведенческих и популяционно-генетических исследований в водохранилищах разного возраста, разной морфологической сложности и водообмена.

Молодь анадромных и потамодромных рыб, обитающая в водохранилище, сталкивается с разными миграционными задачами. Первые должны преодолеть оба экологических барьера – водохранилище и плотину – и продолжить миграцию в нижнем бьефе; вторые, совершая локальные перемещения, могут нагуливаться в пределах водохранилища и его притока до периода размножения. Поэтому меры по сохранению и поддержанию популяций для анадромных рыб должны быть направлены на облегчение миграции молоди через водохранилище и плотину; для речных рыб – на создание благоприятных условий нагула в пределах водохранилища и предотвращения попадания в приплотинные водозаборы (Павлов и др., 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ и сравнение закономерностей покатной миграции в Ивановском, Волгоградском (р. Волга) и Цимлянском (р. Дон) водохранилищах, а также данных о поведении мигрантов указывают на ведущую роль гидрофизических факторов и морфологии водной системы в модификации миграций молоди речных рыб при зарегулировании стока рек. Покатная миграция в водохранилище находится под влиянием двух экологических барьеров/фильтров: 1) само водохранилище, т.е. обширная водная масса с размытыми границами между миграционным и резидентным биотопами; 2) плотина, точнее приплотинный плёс, где стоковое течение, взаимодействуя с разными экологическими зонами, определяет дифференцированную эмиграцию разных групп рыб из водохранилища.

Слабая структурированность и нечёткость границ между резидентным и миграционным биото-

пом удлиняет сроки миграции молоди рыб в водохранилище по сравнению с рекой. Эмиграция молоди рыб из водохранилища представляет собой многоступенчатый экологический процесс, на который влияют не только характеристики взаимодействий в приплотинном плёсе, но и во всём водохранилище. Увеличение морфологической сложности водохранилища замедляет миграцию рыб к плотине и повышает вероятность её прекращения. В результате численность эмигрантов из морфологически сложного и из простого водохранилища может различаться очень значительно. Сравнивая результаты эмиграции за год из трёх водохранилищ сходного размера и со сходными условиями изъятия стока, мы показали, что в макромасштабе ведущую роль играют морфологическая сложность водохранилища и интенсивность водообмена. Мы предполагаем, что морфологическая сложность, действуя в разных масштабах в период покатной миграции на поведение рыб как в миграционном, так и резидентном биотопах, влияет на характеристики миграции в большей степени, чем фактор водообмена. Синергический эффект этих факторов (высокий индекс разветвлённости водохранилища при низком водообмене) может снижать интенсивность эмиграции молоди рыб из водохранилища на несколько порядков. Оценивая роль факторов сложности и водообмена, мы считаем, что они играют очень важную роль в формировании структуры и функционировании обоих экологических барьеров, возникающих при зарегулировании реки. В водохранилище морфологическая сложность всего водоёма и отдельных биотопов прямо или опосредованно влияет на поведение мигрантов не только в миграционном и резидентном биотопах, но, что особенно важно, и в переходной зоне между ними. В водохранилище слабо структурированная переходная зона существенно ограничивает роль поведения в процессе миграции. Интенсивность водообмена может оказывать некоторое влияние на стоковые течения в водохранилище. В функционировании плотины как экологического барьера водообмен, вероятно, играет большую роль, чем в самом водохранилище. Однако и в этом случае морфологическая сложность прилежащих к зоне изъятия стока экологических зон оказывает крайне важное воздействие как на количественные, так и на качественные характеристики покатной миграции. Влияние экологических барьеров на покатную миграцию видов рыб с разной экологией и миграционным поведением требует более детальных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим М.И. Шатуновского (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания и предложения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-14-

01171П), за исключением раздела “Плотина как экологический барьер”, выполненного по гранту “Закономерности изменения биоразнообразия в антропогенно нарушенных экосистемах” Программы РАН “Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Костин В.В.* 2014. Экологическая зональность изъятия стока и скат рыб через Цимлянскую ГЭС // Матер. докл. V Всерос. конф. “Поведение рыб”. Кострома: Костром. печат. дом. С. 113–118.
- Михеев В.Н.* 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 199 с.
- Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С.* 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 386–395.
- Павлов Д.С.* 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А.* 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.
- Павлов Д.С., Штаф Л.Г.* 1981. Распределение покатной молоди рыб в реоградиентном потоке // Докл. АН СССР. Т. 260. Вып. 2. С. 509–512.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоровская Р.П. и др.* 1981. Покатная миграция молоди рыб в р. Волга и р. Или. М.: Наука, 320 с.
- Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М.В., Пехливанов Л.З.* 1988. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища “Александр Стамболийски” (НРБ). М.: Наука, 120 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* 1999. Покатные миграции рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 256 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Шмидт П.Ю.* 1947. Миграции рыб. М.: Изд-во АН СССР, 362 с.
- Brönmark C., Hulthen K., Nilsson P.A. et al.* 2014. There and back again: migration in freshwater fishes // Can. J. Zool. V. 92. № 6. P. 467–479. doi 10.1139/cjz-2012-0277
- Corbett B.W., Powles P.M.* 1986. Spawning and larval drift of sympatric walleyes and white suckers in an Ontario stream // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 115. № 1. P. 41–46. doi 10.1577/1548-8659(1986)115<41:Saldos>2.0.Co;2
- Fuiman L.A., Cowan J.H., Jr.* 2003. Behaviour and recruitment success in fish larvae: repeatability and covariation of survival skills // Ecology. V. 84. № 1. P. 53–67.
- Harden Jones F.R.* 1968. Fish migration. N.Y.: St. Martin's Press, 325 p.
- Humphries P.* 2005. Spawning time and early life history of Murray cod, *Maccullochella peelii* (Mitchell) in an Australian river // Environ. Biol. Fish. V. 72. № 4. P. 393–407. doi 10.1007/s10641-004-2596-z
- Janac M., Slapansky L., Valova Z., Jurajda P.* 2013. Downstream drift of round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in their non-native area // Ecol. Freshw. Fish. V. 22. P. 430–438. doi 10.1111/Eff.12037
- Kovalenko K.E., Thomaz S.M., Warfe D.M.* 2012. Habitat complexity: approaches and future directions // Hydrobiologia. V. 685. P. 1–17. doi 10.1007/s10750-011-0974-z
- Larinier M.* 2002. Fishways: general considerations // Bull. Fr. Pêche Piscic. V. 364. P. 21–77.
- Lechner A., Keckeis H., Schludermann E. et al.* 2014. Hydraulic forces impact larval fish drift in the free flowing section of a large European river // Ecohydrology. V. 7. P. 648–658. doi 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. 471–489. doi 10.1007/s11160-016-9437-y
- Lechner A., Keckeis H., Glas M. et al.* 2017. The influence of discharge, current speed and development on the downstream dispersal of larval nase (*Chondrostoma nasus*) in the River Danube // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 75. № 2. P. 247–259. doi 10.1139/cjfas-2016-0340
- Noonan M.J., Grant J.W.A., Jackson C.D.* 2012. A quantitative assessment of fish passage efficiency // Fish Fisheries. V. 13. P. 450–464.
- Northcote T.G.* 1984. Mechanisms of fish migration in rivers // Mechanisms of migration in fishes / Ed. Neil W.H. N.Y.; London: Plenum Press. P. 317–355.
- Pavlov D.S.* 1989. Structures assisting the migration of non-salmonid fish: USSR // FAO Fish. Tech. Pap. № 308. 97 p.
- Pavlov D.S.* 1994. The downstream migration of young fishes in rivers: mechanisms and distribution // Folia Zool. V. 43. P. 193–208.
- 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. 1312–1323. org/10.1139/cjfas-2016-0298
- Pavlov D.S., Vilenkin B.Ya.* 1989. Present state of the environment, biota, and fisheries of the Volga River // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 106. P. 504–514.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Skorobogatov M.A.* 2000. The effects of flow turbulence on the behavior and distribution of fish // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 2. P. 232–261.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N., Lupandin A.I., Skorobogatov M.A.* 2008. Ecological and behavioural influences on juvenile fish migrations in regulated rivers: a review of experimental and field studies // Hydrobiologia. V. 609. P. 125–138. doi 10.1007/s10750-008-9396-y
- Pelicice F.M., Pompeu P.S., Agostinho A.A.* 2015. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish // Fish Fisheries. V. 16. № 4. P. 697–715. doi 10.1111/faf.12089
- Roberts J.H., Angermeier P.L., Hallerman E.M.* 2013. Distance, dams and drift: what structures populations of an endangered, benthic stream fish? // Freshwat. Biol. V. 58. P. 2050–2064. doi 10.1111/Fwb.12190
- Schludermann E., Tritthart M., Humphries P., Keckeis H.* 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. 1302–1315. doi 10.1139/f2012-061
- Wolter C., Sukhodolov A.* 2008. Random displacement versus habitat choice of fish larvae in rivers // River Res. Appl. V. 24. P. 661–672. doi 10.1002/Rra.1146