

УДК 597.554.3.591.5

## РЕОРЕАКЦИЯ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE) В ПЕРИОД ОСЕННЕЙ КОНТРАНАТАНТНОЙ МИГРАЦИИ

© 2019 г. Д. С. Павлов<sup>1</sup>, В. В. Костин<sup>1</sup>, \*, А. О. Звездин<sup>1</sup>, Д. А. Прозоров<sup>1</sup>, С. А. Подоляко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

<sup>2</sup>Астраханский государственный природный биосферный заповедник, Астрахань, Россия

\*E-mail: [povedenie@yandex.ru](mailto:povedenie@yandex.ru)

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.

После доработки 31.05.2019 г.

Принята к публикации 03.06.2019 г.

Исследована контранатантная миграция молоди карповых рыб (Cyprinidae) в дельте Волги в августе–ноябре 2016 г. Экспериментальным путём оценена мотивационная компонента реореакции (соотношение типов реореакции) мигрирующей и немигрирующей молоди. Показано, что мотивационная компонента реореакции является поведенческим механизмом рассмотренной миграции.

**Ключевые слова:** Cyprinidae, молодь, контранатантная миграция, зимовальная миграция, механизмы миграции, реореакция, типы реореакции, дельта Волги.

**DOI:** 10.1134/S0042875219060122

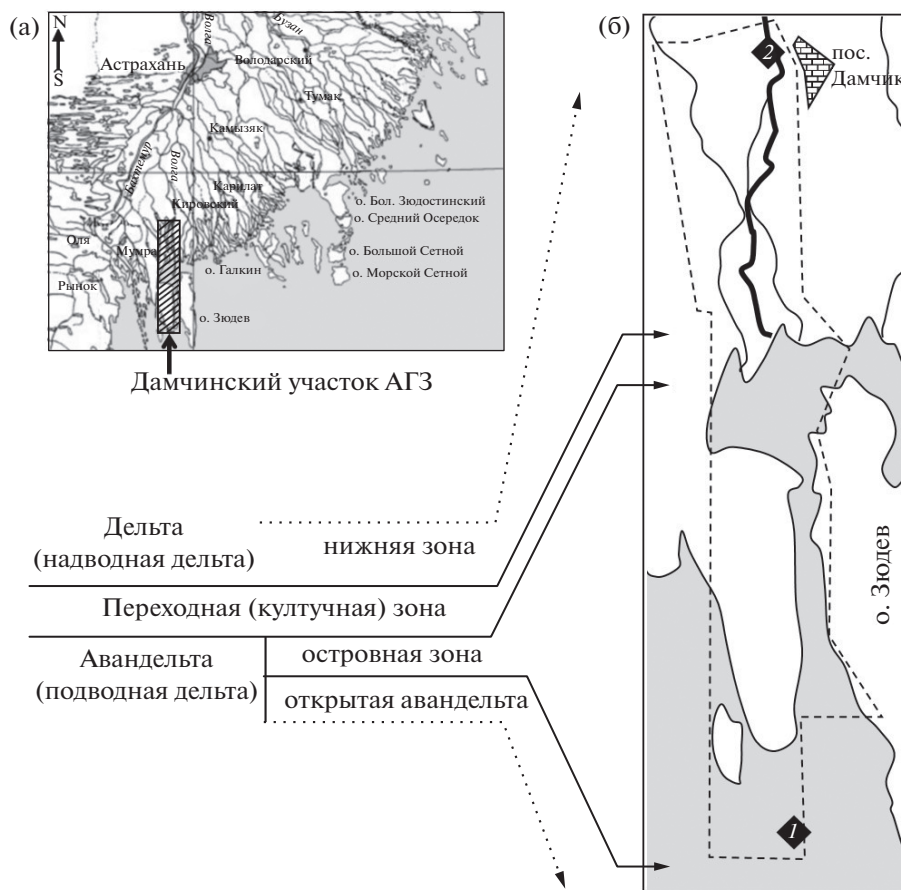
Для молоди многих речных рыб миграции – неотъемлемый элемент их образа жизни. Хорошо известны миграции молоди вниз по течению – покатные, или денатантные (Шмидт, 1947; Northcote, 1978; Павлов, 1979; Deleray, Кауа, 1992; Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014; Lechner et al., 2017; Pavlov, Mikheev, 2017). Основным поведенческим механизмом реализации этих миграций является отношение рыб к течению – реореакция, в том числе её мотивационная компонента (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015; Звездин, 2016). Мотивационная компонента определяет силу и направление движения рыб в потоке воды. К характеристикам этой компоненты относятся: реопреферendum, распределение рыб в реоградиенте и соотношение типов реореакции. Известны три типа реореакции: положительный (ПТР) – движение особи против течения, отрицательный (ОТР) – движение по течению, компенсаторный (КТР) – сохранение положения в потоке относительно неподвижных ориентиров. Следует учитывать, что в течение опыта каждая особь неоднократно проявляет все три типа реореакции, но с разной вероятностью (Пономарева и др., 2017). Поэтому соотношение типов реореакции – это экспериментальная оценка вероятности проявления особями указанных типов реореакции.

Контранатантная миграция молоди известна у некоторых видов рыб. У лососёвых (Salmonidae) она отмечена в период расселения молоди с нерестилищ и нагула в реке (Brannon, 1972; Nemeth et al., 2003; Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015;

Кириллова и др., 2017). Миграции против течения сеголеток и более старшей молоди карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae) могут быть как нагульными (Prchalova et al., 2004), так и зимовальными (Prignon et al., 1998; Lucas, Baras, 2000; Prchalova et al., 2004, 2006). Контранатантная миграция молоди этих рыб в возрасте 0+ и старше к местам зимовки происходит осенью в дельте Волги (Тряпицина, 1965; Подоляко, 2014, 2015, 2016).

Бенитез с соавторами (Benitez et al., 2015) отмечают, что контранатантные миграции молоди всё ещё слабо изучены. В известной нам литературе не рассматриваются механизмы осенних контранатантных миграций молоди рыб и роль реореакции в их реализации. Мы предполагаем, что в реках поведенческие механизмы контранатантных миграций – нагульных (в период расселения молоди) и зимовальных – могут быть сходными. Известно, что основным поведенческим механизмом в нагульной миграции у ранней молоди нерки *Onchorynchus nerka* в летний период является реореакция (Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015; Звездин, 2016).

Цель работы – оценить роль реореакции в реализации контранатантной осенней миграции молоди карповых рыб на основе соотношения типов реореакции у мигрирующих и немигрирующих особей.



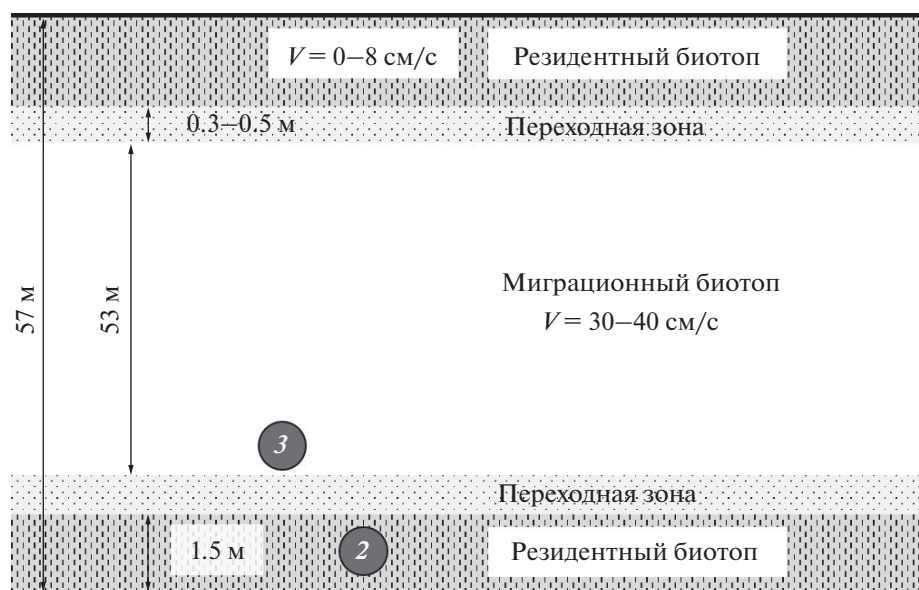
**Рис. 1.** Карта-схема района исследования: а – общий вид дельты Волги, б – Дамчицкий участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника – АГЗ; (—) – протоки дельты, (■) – протока Быстрая, (---) – границы АГЗ с учётом охранных зон; (◆) – места проведения наблюдений и отлова рыб для экспериментов: 1 – авандельта (группа 1), 2 – побережье (группа 2) и русло (группа 3) протоки Быстрая; классификация районов дельты Волги по: Белевич, 1963.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена на территории Дамчицкого участка Астраханского государственного природного биосферного заповедника (АГЗ) в дельте Волги в августе–ноябре 2016 г. (рис. 1). Наблюдения за изменением численности молоди массовых видов карповых рыб проводили в авандельте ( $45^{\circ}23'3.84''$  с.ш.  $47^{\circ}52'41.76''$  в.д.) и в протоке Быстрая ( $45^{\circ}47'32.04''$  с.ш.  $47^{\circ}53'26.82''$  в.д.) на стандартных тонях АГЗ. Расстояние между пунктами по прямой – 45.3 км, по протокам – ~60 км. Тоня в протоке Быстрая захватывала часть русла и побережье протоки. Рыб отлавливали мальковой волокушей длиной 6 м и высотой 1 м с размером ячеи в крыльях 11 мм, в кутце 0.07 мм. Ловы проводили четыре раза в месяц в светлое время суток.

Для определения времени начала миграции рыб в период 15.09–21.10.2016 г. в протоке Быстрая ежедневно вели визуальные наблюдения и проводили ловы раз в два–три дня. Использовали

активные орудия лова: мальковый бредень длиной 5 м и высотой 1.2 м с размером ячеи 7 мм и подъёмник размером  $1 \times 1$  м с ячейей 6 мм. Эти же орудия применяли и при поимке рыб для экспериментов. Визуальные наблюдения проводили днём и ночью (с кратковременной (1–2 с) подсветкой фонариком). После начала массовой миграции молоди (08.10.2016 г.) для оценки характеристик миграционного хода молоди в протоке Быстрая на расстоянии до 20 м от берега через равные промежутки (5 м) перпендикулярно береговой линии были установлены поплавки: по ним определяли ширину ходовой стаи. Наблюдения вели с мостков и с лодки по обоим берегам протоки. При пасмурной погоде оценивали интенсивность миграции по 5-бальной шкале: 0 – рыб не видно, 1 – отдельные рыбы и небольшие стайки, 2 – отдельные стаи рыб разной численности, 3 – сплошная лента рыб на удалении от 5 до 10–15 м от берега, 4 – сплошная лента начиная от береговой растительности, 5 – мигрирующих лентой рыб



**Рис. 2.** Схема резидентных и миграционного биотопов в протоке Быстрая с местами отлова группы немигрирующих (2) и мигрирующих (3) рыб для экспериментов.

очень много. При ясной погоде оценивали число мигрирующих особей путём визуального подсчёта рыб, проходивших вдоль левого берега между соседними поплавками в слое воды 0–40 см в течение 1 ч в период с 12:00 до 15:00.

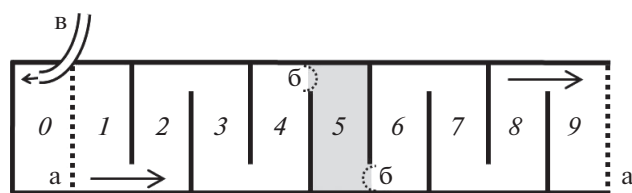
Для экспериментов рыб в возрасте 0+ отлавливали в авандельте и протоке Быстрая (не на стандартных тонях АГЗ). В протоке Быстрая мигрирующих рыб ловили в миграционном биотопе, а немигрирующих – в резидентном (рис. 2). В миграционном биотопе происходит миграция рыб, а в резидентном – обитают рыбы до начала миграции, в моменты её временной приостановки и после окончания миграции (Pavlov, Mikheev, 2017). В нашем случае резидентными биотопами были участок авандельты и побережье протоки Быстрая; миграционный биотоп – её русловой поток. Глубина реки в миграционном биотопе составляла 2–6 м, в резидентном – не превышала 1.5 м, в переходной зоне – 2 м.

В авандельте молодь карповых рыб ловили 22.09.2016 г. вблизи растительности. Глубина воды составляла 60–70 см, скорость течения не превышала 2–5 см/с. Эти значения скорости характерны для резидентного биотопа. Направленного движения рыб против течения не отмечено. Наиболее массовыми видами в этом районе оказалась укляя *Alburnus alburnus* и вобла *Rutilus rutilus caspicus*. Для экспериментов использовали молодь воблы (к месту проведения опытов её везли около 5 ч на моторной лодке в ёмкости объёмом 35 л с аэрацией и заменой части воды каждые 20 мин). В протоке Быстрая немигрирующую густеру *Blicca bjorkna* отловили 02.10.2016 г. в побережье, а мигрирующих

рыб (краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*, густера, укляя и вобла) – 27.09.2016 г. в русловом потоке на удалении до 1.5 м от резидентного биотопа.

От момента отлова до использования в опытах рыб на протяжении 1.5 сут. содержали в сетчатых садках (ячей 6 мм) объёмом 1 м<sup>3</sup>, установленных в прибрежье протоки. Садки были расположены таким образом, что через них постоянно проходил ток воды, при этом в части объёма каждого садка была создана затишная зона. Рыб не кормили. Молодь разных групп помещали в разные садки; всю мигрирующую молодь разных видов содержали вместе в одном садке.

Эксперименты с каждой группой молоди проводили дважды: днём при освещённости десятки тысяч люкс и ночью – <0.1 лк. Для определения соотношения типов реореакции использовали прямоточную гидродинамическую установку типа “рыбоход” (Pavlov et al., 2010). Длина установки составляла 196 см, ширина – 50 см, ширина прохода между отсеками – 10 см (рис. 3). В проходах между отсеками установки задавали скорость течения 15 см/с, или 2–4 SL/с, что соответствует 1/3–1/2 критической скорости течения для молоди исследуемых видов (Павлов, 1979). В стартовый отсек установки, перекрытый с обеих сторон временными сетками, помещали 20 рыб (молодь третьей группы отбирали из садка случайным образом без учёта видовой принадлежности). После адаптации рыб к условиям опыта (20 мин) сетки снимали. Каждый опыт продолжался 20 мин, после чего регистрировали число рыб в отсеках установки. Доля рыб (от общей численности в опыте) в отсеках 1–4 является эксперименталь-



**Рис. 3.** Схема гидродинамической установки рыболовства: 0–9 – отсеки установки, 5 – стартовый; а – постоянные заградительные сетки, б – временные заградительные сетки стартового отсека, в – шланг для подачи воды из реки, (→) – направление течения.

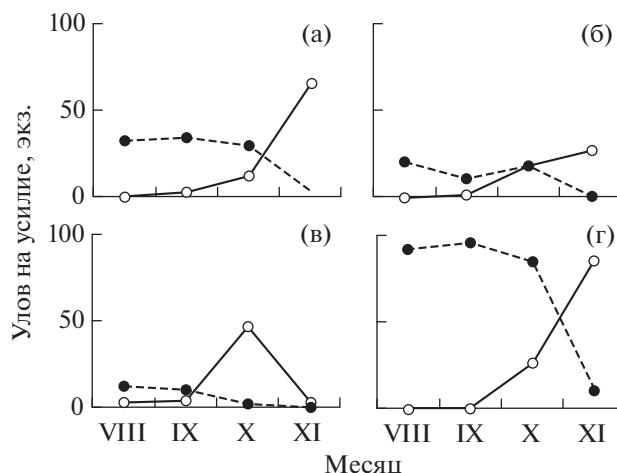
ной оценкой вероятности ПТР, в стартовом отсеке – КТР, в отсеках 6–9 – ОТР. После опыта рыб помещали в отдельный садок для последующих экспериментов с ними ближайшей ночью. После завершения опытов определяли длину и массу рыб (табл. 1). Всего провели 30 опытов, по 10 опытов для каждой из трёх групп, на 300 экз. карповых рыб.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами с использованием критерия Стьюдента для долей, критерия Шапиро–Уилка и непараметрического дисперсионного анализа Краскела–Уоллеса.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Численность карповых рыб в авандельте Волги и протоке Быстрая

Судя по уловам на стандартных тонях АГЗ, в авандельте в период с августа по октябрь численность сеголеток воблы была относительно стабильной, и только в I–II декадах ноября наблюдалось её значительное снижение. В протоке Быстрая с сентября по октябрь численность молоди воблы повышалась постепенно, а в ноябре – резко возросла (рис. 4а). В динамике численности сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* наблюдалась схожая картина, за исключением того, что её значитель-



**Рис. 4.** Динамика численности молоди массовых видов карповых (Cyprinidae) на стандартных тонях АГЗ в авандельте (●) и протоке Быстрая (○) в сентябре–ноябре 2016 г.: а – вобла *Rutilus rutilus caspicus*, б – плотва *R. rutilus*, в – густера *Blicca bjorkna*, г – укляя *Alburnus alburnus*.

ное снижение в авандельте наблюдали в более ранние сроки – в III декаде октября – I декаде ноября (рис. 4б). Численность сеголеток густеры в протоке Быстрая возрастала с августа по октябрь, а в ноябре снизилась до единичных экземпляров, тогда как в авандельте в течение всего периода наблюдений она неуклонно снижалась (рис. 4в). Рост численности сеголеток укляи в протоке и её падение в авандельте начались в сентябре (рис. 4г). Молодь краснопёрки в авандельте встречалась только в октябре, в протоке – эпизодически. В целом снижение численности рыб в авандельте сопровождалось её увеличением в протоке.

По данным наблюдений, в миграционном и резидентном биотопах протоки Быстрая (вне стандартных тоней АГЗ), в прибрежье (резидентный биотоп) молодь карповых встречалась так же, как и в авандельте, в течение всего периода

**Таблица 1.** Характеристика использованных в экспериментах рыб

Место лова (№ группы)	Состояние рыб	Вид	Число рыб*, экз.	Длина (SL), мм	Масса, г
Авандельта (1)	Немигрирующие	Вобла	100 (60)	61.3 ± 0.8	3.2 ± 0.1
Протока Быстрая: – прибрежье (2) – русло (3)	То же	Густера	100 (58)	44.4 ± 1.1	1.9 ± 0.3
	Мигрирующие	Краснопёрка	55 (55)	43.9 ± 0.7	0.9 ± 0.04
	То же	Густера	39 (39)	48.3 ± 1.3	1.5 ± 0.1
	»	Укляя	4 (4)	62.0 ± 5.2	2.3 ± 0.6
	»	Вобла	2 (2)	54.5	1.8

Примечание. \* За скобками число использованных в опытах рыб, в скобках – измеренных; SL – стандартная длина (до конца чешуйного покрова).

**Таблица 2.** Численность контранатантных мигрантов молоди карповых (Cyprinidae) в протоке Быстрая

Дата	Погодные условия	Интенсивность миграции, балл	Численность мигрантов, экз/ч*
08.10.2016	Солнечно	2	1490
09.10.2016	То же	1	450
10.10.2016	Пасмурно	2	—
11.10.2016	То же	1	—
12.10.2016	Солнечно	2	1920
13.10.2016	То же	5	17300
14.10.2016	Пасмурно	0	—
15.10.2016	То же	3	—
16.10.2016	»	1	—
17.10.2016	»	1	—
18.10.2016	»	1	—
19.10.2016	»	4	—
20.10.2016	»	4	—
21.10.2016	»	4	—

Примечание. \* Суммарное число рыб, проходивших вдоль левого берега протоки через три 5-метровых створа между соседними попласками; в пасмурные дни численная оценка миграции была невозможна.

исследований. По результатам ловов наиболее массовым видом была густера. В русловом потоке (миграционный биотоп) ни визуальными наблюдениями, ни ловами подъёмником молодь рыб до 24.09.2016 г. включительно не была обнаружена. С 25 сентября и до конца наблюдений (21.10.2016 г.) молодь карповых рыб встречалась не только в резидентном, но и в миграционном биотопе. Днём в русловом потоке рядом с прибрежной растительностью отмечались многочисленные стайки, каждая из 20–50 сеголеток, медленно двигавшихся в приповерхностном слое воды против течения. По результатам ловов 27.09.2016 г. в состав стай входили краснопёрка, густера, укляя, вобля (табл. 1).

В русле молодь обнаруживали только в светлое время суток, она перемещалась мелкими стаиками против течения и скапливалась в зонах гидравлических теней за лодками, сваями, причалом. Ночью в миграционном биотопе рыбы не обнаружены ни визуально, ни с помощью орудий лова (бредень, подъёмник). Начало массовой миграции молоди рыб против течения в протоке Быстрая отмечено 08.10.2016 г. (табл. 2).

Вдоль лево- и правобережной границы миграционного биотопа (рис. 2) широкой лентой (до 10–15 м) мигрировала молодь укляи, краснопёрки, густеры, а также отдельные особи воблы, окуня *Perca fluviatilis* и щуки *Esox lucius*. Среди мигрантов были как сеголетки, так и молодь старшего возраста (1+, 2+). Начинаясь миграция около 06:00 (освещённость сотни и тысячи лк) и продолжалась до 20:00–21:00. Пик её приходился на дневное время (12:00–15:00). В это время, по дан-

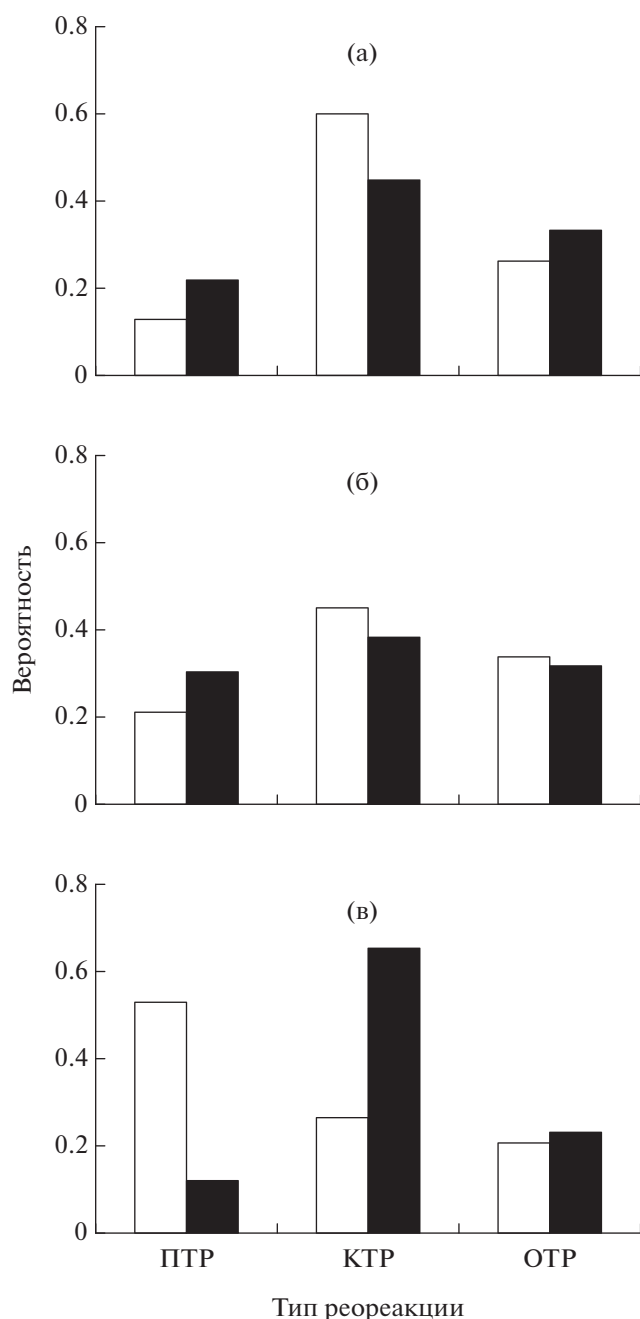
ным визуальных подсчётов, за 1 ч вдоль левого берега протоки проходило от 450 до 17300 рыб. Следует отметить, что из-за небольшой прозрачности воды (90–130 см по диску Секки) эта оценка включает только рыб, пльвших в поверхностном слое воды (0–40 см).

#### Соотношение типов реореакции

На проявление рыбами того или иного типа реореакции по результатам дисперсионного анализа достоверно влияли: их принадлежность к экспериментальной группе ( $p = 0.038$ ), освещённость ( $p = 0.012$ ) и сочетание этих факторов ( $p = 0.014$ ). Достоверность суммарного воздействия указанных факторов означает, что соотношение типов реореакции у рыб из различных экспериментальных групп по-разному изменялось от ночи ко дню. Различия по сочетанию факторов между любой группой немигрирующих рыб и мигрирующими рыбами также достоверны ( $p = 0.020$  и  $p = 0.008$ ), а между группами немигрирующих рыб – недостоверны ( $p = 0.181$ ).

Для немигрирующей воблы из авандельты (рис. 5а) характерно преобладание компенсаторного типа реореакции как днём (0.60), так и ночью (0.45). Ночью проявление компенсаторного типа реореакции уменьшается за счёт увеличения проявления динамических типов реореакции – ОТР (0.33) и ПТР (0.22). У немигрирующей густеры из прибрежья протоки Быстрая (рис. 5б) так же, как и у воблы, преобладающим типом реореакции является КТР как ночью (0.38), так и днём (0.45). По сравнению с воблой у густеры более





**Рис. 5.** Соотношение положительного (ПТР), компенсаторного (КТР) и отрицательного (ОТР) типов реореакции у немигрирующей (а, б) и мигрирующей (в) молоди карповых (Cyprinidae) при дневной (□) и ночной (■) освещённости в осенний период: а – вобла *Rutilus rutilus caspicus* из авандельты Волги (различия КТР днём и ночью по критерию Стьюдента для долей вероятностей достоверны –  $p = 0.04$ ), б – густера *Blicca bjorkna* из прибрежья протоки Быстрая, в – разновидовые стаи молоди из русла протоки Быстрая (различия вероятностей ПТР и КТР днём и ночью достоверны –  $p = 5 \times 10^{-10}$  и  $p = 1 \times 10^{-8}$ ).

выражены динамические типы реореакции, однако эти различия недостоверны ( $p > 0.13$ , здесь и далее по критерию Стьюдента для долей). Для

мигрирующих рыб из русла протоки Быстрая (рис. 5в) характерно преобладание днём положительного типа реореакции (0.53), т.е. эти рыбы предпочитают двигаться против течения. При этом различия с обоими немигрирующими видами достоверны ( $p \leq 0.000002$ ). Соотношение типов реореакции ночью у мигрирующих и немигрирующих рыб оказалось сходным – преобладающим типом реореакции являлся КТР. Наряду с этим ночью вероятность динамических типов реореакции (ПТР и ОТР) у мигрирующих рыб достоверно меньше, чем у немигрирующей густеры ( $p = 0.003$ ) и недостоверно ( $p = 0.08$ ) меньше, чем у воблы. В целом соотношение типов реореакции оказалось сходным у немигрирующих рыб и различным у мигрирующих и немигрирующих рыб.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ литературы показал, что публикаций по контранатантной миграции молоди карповых рыб мало и в большинстве случаев они ограничены констатацией факта миграции и видового состава мигрантов. Тряпицина (1965) показала, что в дельте Волги осенью первыми покидают авандельту окунь и густера, уже в сентябре–октябре они встречаются в нижней зоне дельты и в култуках (расположение указанных участков приведено на рис. 1). За ними следует краснопёрка, которая в сентябре образует массовые скопления в авандельте и постепенно перемещается против течения – в култучную и нижнюю зоны дельты; её максимальные осенние концентрации в култучной зоне наблюдаются в октябре. Также отмечены и миграции сазана *Cyprinus carpio*. Поздней осенью, в ноябре, рыб в авандельте становится мало. Алентьева (1980) отметила, что численность рыб в авандельте от сентября к октябрю уменьшается в 2 раза, а в протоках дельты увеличивается в 1.2 раза. Это также свидетельствует об осеннем перемещении рыб из авандельты в дельту.

В авандельте и протоках дельты Волги осенняя контранатантная миграция молоди массовых видов карповых рыб обычно проходит в период со II декады сентября по III декаду октября. Однако в последние годы (2011–2015) в протоках её наблюдали эпизодически – не каждый год и не у всех видов рыб (Подольяко, 2016). В 2016 г. начало осенней контранатантной миграции зарегистрировано в обычные сроки для карповых рыб; массовая миграция – с 8 октября.

Экспериментально определённое соотношение типов реореакции хорошо отражает реальное миграционное или резидентное поведение рыб в естественных условиях. У мигрирующих рыб днём, когда наблюдается миграция в естественных условиях, преобладает положительный тип реореакции. Ночью, когда в естественной среде контранатантная миграция молоди приостанавли-

вается, у этих рыб в установке преобладает компенсаторный тип реореакции. То есть суточный ритм миграции в естественных условиях совпадает с ритмом изменения соотношения типов реореакции в эксперименте. Такое поведение позволяет молодежи не сноситься потоком в ночные часы. У немигрирующих особей как днём, так и ночью преобладает компенсаторный тип реореакции, который позволяет им сохранять места своего обитания. Следует отметить, что видовые различия в соотношении типов реореакции у немигрирующих рыб (воблы и густеры) не выявлены.

Полученные результаты указывают на то, что мотивационная компонента реореакции является поведенческим механизмом контранатантной миграции сеголеток карповых рыб в осенний период. Эта зимовальная миграция начинается в авандельте и идёт через протоки вверх против течения за пределы заповедника к зимовальным ямам (Подоляко, 2014, 2015, 2016). Указанная компонента является также и поведенческим механизмом нагульных миграций личинок карповых рыб как наиболее часто встречающейся покатной (денатантной), так и более редкой контранатантной миграции (Pavlov et al., 2010). Соотношение типов реореакции является показателем, адекватно отражающим направление перемещений рыб и в случае нагульных миграций ранней молодежи нерки и покатной (денатантной) и контранатантной (Звездин, 2016). Следовательно, изменение реореакции является одним из важнейших поведенческих механизмов осуществления нагульной миграции молодежи рыб. Также было показано, что одной из особенностей зимовальной покатной миграции плотвы из рек в Рыбинское водохранилище является изменение её реореакции – преобладание ОТР (Костин и др., 2016). Таким образом, на молодежи нескольких видов рыб, принадлежащих к разным семействам, показано, что изменение соотношения типов реореакции является поведенческим механизмом всех миграций молодежи – как нагульных, так и зимовальных, как денатантных, так и контранатантных.

Интересно отметить, что у исследованных немигрирующих рыб довольно высока вероятность динамических типов реореакции. Например, у густеры ночью ПТР = 0.32, ОТР = 0.33. Поскольку это вероятность движения по течению и против него характерна для каждой особи (Пономарева и др., 2017), то в данном примере вероятность смещения рыб относительно исходного положения будет весьма мала. Экспериментально установлено (Пономарева и др., 2017), что в поведении рыб реализуются два способа сохранения места обитания – статический (при превалировании КТР) и динамический (при близости значений ПТР и ОТР).

## ВЫВОДЫ

1. Изменение мотивационной компоненты реореакции (соотношения типов реореакции) является поведенческим механизмом контранатантной зимовальной миграции молодежи карповых в дельте Волги.

2. Соотношение типов реореакции в эксперименте адекватно отражает как резидентное, так и миграционное поведение молодежи карповых в естественных условиях.

3. Учитывая полученные и опубликованные ранее материалы по молодежи нескольких видов рыб, принадлежащих к разным семействам, можно констатировать, что изменение соотношения типов реореакции (мотивационной компоненты) является поведенческим механизмом миграций молодежи как контранатантных, так и денатантных, как нагульных, так и зимовальных.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят К.В. Литвинова (АГЗ) за помощь в подготовке рис. 1; Ю.В. Таранова и П.П. Рожкова (Дамчикский участок АГЗ) за помощь при проведении полевых работ.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор материала выполнен при поддержке Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”, а его обработка – при поддержке Российского научно-го фонда, проект № 19-14-00015.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алентьева Л.Е. 1980. Осеннее распределение молодежи рыб в водоемах заповедника // *Летопись природы*. Кн. 2. Астрахань: Изд-во. АГЗ. С. 161–165.
- Белевич Е.Ф. 1963. Районирование дельты Волги // *Тр. Астрахан. госзаповедника*. Вып. 8. С. 401–421.
- Звездин А.О. 2016. Реореакция ранней молодежи нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С., Звездин А.О. 2017. Особенности миграций и фенотипическое разнообразие сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* в бассейне реки Озёрная (Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 57. № 6. С. 698–710. <https://doi.org/10.7868/S004287521706011X>
- Костин В.В., Звездин А.О., Павлов Д.С. и др. 2016. Сравнение поведенческих и физиолого-биохимических показателей у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (L.) из реки Ильдь и Ильдинского залива Рыбинского водохранилища // *Биология внутр. вод*. № 3. С. 79–88. <https://doi.org/10.7868/S0320965216030128>
- 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., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. 2013. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в р. Озерная и оз. Курильское // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 87–95.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875213010104>
- Подолько С.А. 2014. Урожайность и распределение молоди рыб в водоёмах Астраханского государственного заповедника // Летопись природы Астраханского государственного заповедника за 2013 год. Кн. II. Астрахань: Архив АГЗ. С. 13.
- Подолько С.А. 2015. Урожайность и распределение молоди рыб в водоёмах Астраханского государственного заповедника // Летопись природы Астраханского государственного заповедника за 2014 год. Кн. II. Астрахань: Архив АГЗ. С. 17–18.
- Подолько С.А. 2016. Урожайность и распределение молоди рыб в водоёмах Астраханского государственного заповедника // Летопись природы Астраханского государственного заповедника за 2015 год. Кн. II. Астрахань: Архив АГЗ. С. 15.
- Пономарева В.Ю., Павлов Д.С., Костин В.В. 2017. Разработка и апробирование методики исследования соотношения типов реореакции рыб в кольцевом гидродинамическом лотке // Биология внутр. вод. № 1. С. 100–108.  
<https://doi.org/10.7868/S0320965217010156>
- Тряпицина Л.Н. 1965. Особенности распределения и биологии рыб в авандельте Волги // Авандельта реки Волги и её рыбохозяйственное значение. Тр. Астрахан. госзаповедника. Вып. 10. С. 315–458.
- Шмидт П.Ю. 1947. Миграции рыб. М.: Изд-во АН СССР, 362 с.
- Benitez J.-P., Nzau Matondo B., Dierckx A., Ovidio M. 2015. An overview of potamodromous fish upstream movements in medium-sized rivers, by means of fish passes monitoring // Aquat. Ecol. V. 49. № 4. P. 481–497.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-015-9541-4>
- Brannon E.L. 1972. Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry // Int. Pac. Salmon Fish. Commis. Bull. 21. 86 p.
- Delery M.A., Kaya C.M. 1992. Lakeward and downstream movements of age-0 Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) originating between a lake and a waterfall // Great Basin Naturalist. V. 52. № 4. P. 344–351.
- 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.  
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0340>
- Lucas M., Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment // Fish Fisheries. V. 1. № 4. P. 283–316.  
<https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2000.00028.x>
- Nemeth M., Krueger C., Josephson D. 2003. Rheotactic response of two strains of juvenile landlocked Atlantic salmon: implications for population restoration // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 132. P. 904–912.
- Northcote T.G. 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes // Ecology of freshwater fish production / Ed. Gerking S.D. Oxford: Blackwell. P. 326–359.
- 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.  
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>
- Prchalova M., Vetesnik L., Slavik O. 2004. Patterns of cyprinid migration through a fish pass // Proc. 5-th Int. Symp. "Ecohydraulics aquatic habitats: analysis and restoration". Madrid: IAHR. P. 68–74.
- Prchalova M., Vetesnik L., Slavik O. 2006. Migrations of juvenile and subadult fish through a fishpass during late summer and fall // Folia Zool. V. 55. № 2. P. 162–166.
- Prignon C., Micha C., Gillet A. 1998. Biological and environmental characteristics of fishpassage at the Tailfer dam on the Meuse River, Belgium // Fish migration and fish by-passes / Eds. Jungwirth M. et al. Oxford et al. : Blackwell Sci. Ltd. Fishing News Books. P. 69–85.
- Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kostin V.V. 2015. On the mechanism of orientation and navigation of sockeye salmon underyearlings (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during feeding migration in the inlet–lake–outlet system // Inland Water Biol. V. 8. № 3. P. 287–295.  
<https://doi.org/10.1134/S1995082915030189>