

М. М. КОЖОВ

О СУТОЧНЫХ РИТМАХ В ПОВЕДЕНИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ ОЗ. БАЙКАЛ

Вертикальные суточные перемещения пелагических животных — явление, широко распространенное как в морях, так и в пресных водах. Они играют важнейшую роль в биологии водоемов. Периодически в течение суток мириады существ меняют зону своего обитания. Они в громадном количестве то накапливаются в верхних горизонтах воды, то рассеиваются в толще воды и опускаются в глубь. Особенно ясно выражены и хорошо известны такие миграции у пелагических ракообразных, служащих основой питания для крупных пелагических животных: многочисленных видов сельдевых рыб в море и сиговых планктоноядных рыб в пресных водах. Многие исследователи объясняют вертикальные суточные миграции как проявление фототаксиса, осложняемое влиянием таких факторов среды, как температура или физиологическое состояние животного. При этом обычно не учитывается биологическое значение миграций, их связь с биотической средой. Подробный критический разбор этих упрощенных представлений о сложном биологическом явлении был сделан недавно Б. П. Мантейфелем [1, 2].

Изучая в течение многих лет суточные вертикальные перемещения пелагических животных в оз. Байкал, мы пришли к заключению, что они имеют приспособительное значение и вырабатываются на основе пищевых взаимоотношений [3]. Подобная же биологическая гипотеза была позднее высказана И. И. Николаевым [4], изучавшим вертикальные миграции в Балтийском море. Более глубокое и всестороннее положение о приспособительном значении вертикальных миграций разработано Б. П. Мантейфелем. Этот автор на обширном морском материале убедительно показал важную биологическую роль суточных и сезонных миграций рыб и служащих им пищей пелагических ракообразных, а также теснейшую взаимосвязь между этими явлениями.

В последние годы мы продолжали круглогодичные наблюдения за поведением массовых пелагических видов оз. Байкал не только в природе, но и в аквариумах Байкальской биологической станции (Большие Коты). В работах, ведущихся под руководством автора, принимают участие сотрудники биостанции Г. Л. Васильева, И. Г. Топорков, Л. А. Волкова, В. Н. Лыскова, Г. И. Шнягина и др. Результаты исследований и являются темой настоящего сообщения.

Как известно, к наиболее массовым обитателям пелагиали Байкала относятся: из зоопланктона рачок из отр. *Calanoida* *Epischura baicalensis* Sars (длина тела у взрослых 1,2—1,6 мм), из планктоноядных рыб омуль (*Coregonus autumnalis migratorius* Dyb.), желтокрылый бычок (*Cottocomephorus grevingki*) два вида голомянок (*Comephorus*). Все возрастные стадии омуля и бычков-желтокрылок питаются в основном эпишурой. Последний фитофаг питается планктонными водорослями [5, 6].

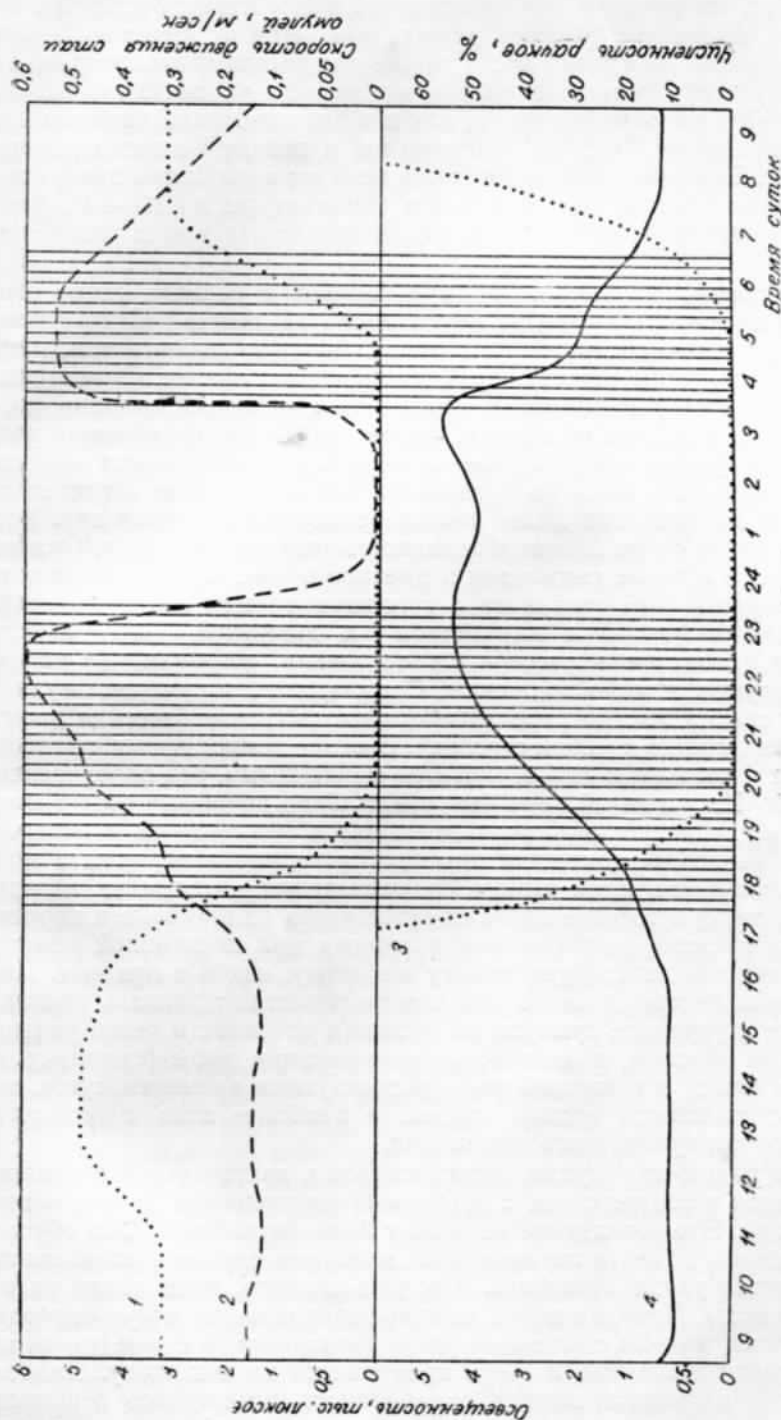
Пелагические планктоноядные рыбы Байкала в основной своей массе зимуют на глубинах 150—250 м, где температура воды круглый год около 3—4°. Пищевая и двигательная активность рыб при такой и еще более низкой температуре очень слаба. Аналогично ведет себя и рачок епишура. На зиму его количество резко уменьшается, половозрелые рачки осенью и зимой держатся в рассеянном состоянии в толще вод, преимущественно в слоях 100—200 м, суточные вертикальные миграции у них практически отсутствуют. Самки отрождают в глубинах молодь (науплий) первого (зимнего) поколения, которая ведет себя несколько иначе. Науплии всплывают в верхний (0—25 м) слой воды и здесь в течение суток перемещаются по вертикали.

Водоросли, служащие пищей рачкам (преимущественно перидиней и диатомей), начинают вегетировать уже в феврале — марте в самом верхнем слое воды подо льдом, где образуют довольно густые концентрации, особенно в апреле. Именно сюда на пастбище в зону питания и стремятся молодые рачки. Но они скапливаются здесь лишь после полудня, когда освещенность подо льдом резко ослаблена (сумеречное освещение). В зоне питания они остаются около 8—10 ч и после полуночи рассеиваются в более глубоких слоях. Здесь они предпочитают жить и в дневное время. Однако в холодное время года суточные миграции совершают не более 10—20% общего количества молоди рачков. Такую слабую интенсивность миграций можно объяснить тем, что в условиях низких температур рачки растут медленно, и потребность их в пище ослаблена. Поэтому каждый рачок мигрирует в зону питания далеко не каждые сутки. Такая слабая интенсивность вертикальных миграций наблюдается и ранней весной, сразу же после вскрытия Байкала ото льда, несмотря на то, что освещенность воды в Байкале и глубина проникновения света в глубины в мае — июне максимальна. Слабая интенсивность миграции весной также связана с низкими температурами воды, которые до конца июня обычно не превышают 3—4°, а также с термической конвекцией, усиливающейся как раз в период нагревания верхних слоев воды до 4°.

Для развития епишуры наиболее оптимальна температура 8—14° в верхнем (0—10 м) слое воды. В глубоководных районах этот оптимум достигается в конце июля, в августе и сентябре, тогда как на обширных мелководьях вблизи берегов уже в июне. Именно сюда на мелководья к этому времени и подтягиваются косяки омуля и бычков-желтокрылок, интенсивно опустошающих раковый планктон.

Молодь епишуры летнего поколения быстро растет, потребность ее в пище возрастает, а в связи с этим и интенсивность миграций в зоне питания становится максимальной. Густые скопления рачков в слое 0—2—0,5 м имеют место теперь в течение всего темного периода суток, от вечерней зари до утренней (см. рисунок). Особенно густые концентрации рачков наблюдаются в первой половине ночи, когда освещенность верхнего слоя падает до немногих люксов и долей люксов (сумеречное освещение). Теперь уже до 70—80% общей численности рачков ежедневно совершают вертикальные миграции. На рассвете перед восходом солнца рачки начинают покидать зону питания и рассеиваются в более глубоких слоях.

В свете этих явлений становится понятным летнее поведение пелагических рыб. Во-первых, период массового развития зоопланктона (июль — сентябрь) является главным периодом нагула рыбы. Во-вторых, именно в это время наблюдается определенный суточный ритм в их поведении. Так, пищевая и двигательная активность омуля резко возрастает вечером и затем утром перед утренней зарей и на заре. В самое темное время суток и днем рыбы мало активны.



1 — суточные изменения освещенности над поверхностью аквариума в тыс. люкс; 2 — скорости движения стай двухлетних омудей в аквариуме в м/сек; 3 — суточные изменения освещенности над поверхностью вод Байкала в период наблюдений за миграциями *Epirischia* в тыс. люкс; 4 — суточные изменения численности *Epirischia* в копенгагенской стадии в верхнем слое 0—5 м в % от общей численности их в слое 0—50 м. Данные в аквариумах проведены 1—2 августа 1961—1962 гг. Изменения численности *Epirischia* в Байкале даны для начала августа на основе непрерывных наблюдений в течение 3 суток в районе Больших Котов. Температура воды в период наблюдений в аквариуме держалась на уровне 15—16°, в Байкале в верхнем слое — около 12°. Вертикальной штриховкой выделены периоды максимальной двигательной и пищевой активности рыб.

Чтобы ближе изучить этот ритм в поведении пелагических рыб, в 1960—1962 гг. мы провели ряд наблюдений в цементных бассейнах биостанции над молодыми омулями разных возрастов от личинок 2—3-недельного возраста до 3—4-леток, а также над бычками-желтокрылками [7—8]. В результате было установлено, что зимой в условиях низких температур (1—3°) рыбы в бассейнах, как и в природе, мало активны в течение круглых суток. Ритм их двигательной и пищевой активности весьма ослаблен. Они слабо питаются, даже если им в изобилии предлагается живая пища. Летом, при повышении температуры до 12—14°, двигательная и пищевая активность рыб резко возрастает у всех возрастных групп.

Было установлено также, что при поисках и захвате пищи рыбы пользуются зрением, производят нацеленные движения. Старшие возрастные группы омуля фильтруют воду, богатую планктоном, через жабры, но и при этом важную роль у них играет зрение. Слепленные рыбы не способны улавливать в достаточном количестве пищу, даже при ее обилии, и гибнут от голода. Летом наиболее интенсивно рыбы питаются в вечерние и предвечерние часы, т. е. в период, когда освещенность на поверхности воды не превышает 1,5 тыс. люксов и постепенно уменьшается до немногих долей люкса (сумеречное освещение). В самое темное время суток пищевая активность рыб резко падает. Она возрастает на заре и вновь снижается в дневное время. Суточный ритм пищевой активности рыб совпадает с суточным ритмом их двигательной активности, с быстротой и характером их движений (см. рисунок). Днем рыбы находятся в рассеянном состоянии, укрываясь в теневой части аквариумов, и мало подвижны. С наступлением сумерек омули собираются в стаю и быстро передвигаются вдоль стенок бассейна (всегда в направлении против часовой стрелки). В самое темное время суток стая распадается и движения рыб становятся медленными, без определенного направления. На утренней заре быстрое стайное движение восстанавливается. Днем движения рыб вновь становятся медленными и неопределенными, а бычки-желтокрылки опускаются на дно аквариума и почти совсем не двигаются. Если рыбам, содержащимся в открытых аквариумах, давать пищу в течение круглых суток через одинаковые и короткие промежутки времени одинаковыми порциями при постоянной температуре, то поведение их следует такому же ритму, как и в природе. Днем и ночью рыбы питаются слабо или совсем перестают хватать рачков, в вечерние же и утренние сумерки их пищевая активность резко увеличивается. Таким образом, и физиологические реакции рыбы (например, потребность в пище) в известной мере регулируются временем суток, т. е. степенью освещенности водной среды, и наиболее ясно проявляются лишь в условиях сумеречного освещения.

Как мы видим из рисунка, ритм пищевой и двигательной активности рыб находится в соответствии с суточными скоплениями рачков в верхнем слое воды. Это совпадение не может быть случайным. Оно обусловлено поведением объекта питания рыб, в данном случае вертикальными перемещениями рачка *Epischura*. Как уже сказано, днем рачки рассеяны в толще воды. Поэтому поиск их и вылавливание не могут оправдать затрат энергии, и рыбы становятся мало активными. В самое темное время суток рачки невидимы, и рыбы прекращают на них охоту. Наиболее благоприятен для охоты период ослабленного сумеречного освещения, когда рачки относительно видимы и в то же время образуют в верхнем слое воды густые концентрации. В этом отношении планктоноядных пелагических рыб можно сравнивать с наземными хищниками, выходящими на охоту в сумерки. В свою очередь у рачков вырабатываются сред-

ства защиты от рыб. К таким средствам относятся ограниченное время пребывания рачков на пастбище в верхних слоях воды — примерно 8—9 ч в сутки, причем лишь в темный период, когда они слабо видимы и менее доступны для ловли. В это время суток, когда верхние слои ярко освещены, рачки спасаются от врагов в более глубоких слоях, где рассеиваются, не образуя густых скоплений. Противоречие между необходимостью питаться в верхней зоне густых концентраций водорослей и неизбежностью потребления их здесь хищниками, пользующимися при ловле рачков зрением, разрешается выработкой инстинкта смены зон обитания. Таким образом, и для рыб, и для их жертв суточные ритмы в поведении и смена зон обитания одинаково жизненно необходимы. Бесконечно повторяясь, она закрепляется отбором, при этом вырабатывается инстинкт ритма миграций и пищевой, и двигательной активности. При реализации этих инстинктов в конкретных условиях такой важный абиотический фактор, как свет, играет лишь сигнальную роль.

На жизненно важное значение вертикальных миграций зоопланктона косвенно указывает обратная корреляция между размерами мигрирующих организмов и амплитудой их вертикальных перемещений в течение суток. Чем крупнее животное, тем на большей глубине оно держится в светлое время суток. Так, у ранней молодежи эпишуры амплитуда миграций в среднем не превышает 10—15 м, у копепоидных стадий она увеличивается до 20—40 м, у байкальского пелагического бокоплава *Macrohectopus branickii*, размеры которого достигают 15—30 мм и который также подвергается истреблению пелагическими рыбами, амплитуда миграций в среднем достигает 150—250 м.

Острота зрения рыб-планктофагов, позволяющая им отыскивать скопления зоопланктона при очень ослабленном освещении, не противоречит положению о приспособительном значении вертикальных суточных миграций рачков. Здесь имеет место двусторонний процесс развития приспособлений к биотическим условиям среды. Хищник совершенствует приемы охоты, жертва вырабатывает наилучшие средства защиты.

Необходимо, однако, отметить, что вертикальные суточные перемещения рачков из глубин в верхние слои воды в период ослабленной их освещенности не являются абсолютной необходимостью для каждой особи в отдельности. Даже летом, в период интенсивных миграций рачков, некоторая часть их удерживается днем в самом верхнем ярко освещенном слое воды, другая, всегда более значительная, часть круглые сутки остается в глубоких слоях. По поводу таких явлений у морских планктонных организмов Б. П. Мантейфель пишет: «Организмы в ряде случаев вынуждены оставаться днем в верхних освещенных слоях воды, когда они сами или их потомство нуждается в постоянном усиленном питании. Для *Calanus finmarchicus* — это период размножения» [1, стр. 97]. Физиологическое состояние животных и температурные условия, конечно, имеют значение в регулировании интенсивности миграций. Чем ниже температура среды, тем меньше потребность в пище и слабее интенсивность миграций. На амплитуду миграций может влиять также резкая температурная слоистость, наличие температурного скачка и т. д. Однако все эти коррективы не затушевывают общего закономерного ритма суточных миграций, имеющих важное биологическое значение для мигрирующих видов.

Рассмотренные здесь явления служат одним из примеров тесной взаимосвязи между организмами одного и того же биоценоза, каким является население толщи вод, и в особенности биоценоза зоны фотосинтеза. Эти взаимосвязи вырабатываются в эволюции видов как разрешение противоречий в пищевых отношениях между хищниками и их жерт-

вами. На этом примере мы видим яркое проявление всеобщего закона диалектики в развитии форм жизни и биоценологических отношений в результате борьбы противоречий.

Байкальская биологическая станция
Иркутского государственного университета

Поступила в редакцию
11/1 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. Б. П. Мантейфель, Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона. Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцева, 13, 62—117, 1960.
2. Б. П. Мантейфель, Вертикальные миграции морских организмов. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов. Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцева, 39, 5—46, 1961.
3. М. М. Кожов, Животный мир оз. Байкал. Иркутск, ОГИЗ, 1947.
4. И. И. Николаев, Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитное приспособительное значение. Зоол. журн., 26, 3, 221—232, 1950.
5. О. М. Кожова, Питание *Epischura baicalensis* Sars. Докл. АН СССР, 90, 299—304, 1953.
6. О. М. Кожова, К биологии *Epischura baicalensis* из оз. Байкал. Изв. Биол.-геогр. ин-та Иркут. ун-та, XVI, 1—4, 92—102, 1956.
7. Л. А. Волкова, Материалы к биологии молоди омуля (в печати)