

577.478 (069) (031.1) (147)

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ
ВСЕСОЮЗНОГО
ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА

ТОМ

IX

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

БИОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ**М. М. КОЖОВ****О ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЯХ МАССОВЫХ ВИДОВ
ПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ***(Байкальская биологическая станция Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете)*

Изучая вертикальные (сезонные и суточные) миграции массовых видов планктона в оз. Байкал, мы исходим из того положения, что интенсивность, амплитуда, период и время миграций вырабатываются у мигрирующих видов на основе пищевых взаимоотношений (Кожов, 1947). Во время этих миграций осуществляются непосредственные контакты, когда потребитель находит пищу, хищник встречается с жертвой или, наоборот, жертва находит убежище, охраняющее ее от истребления.

Среди абиотических условий, в которых осуществляются эти контакты, особенно важную роль играют свет и температура. Но так как проявление названных факторов подвержено известному сезонному и суточному ритмам, то и в вертикальных перемещениях гидробионтов вырабатываются периодичность и ритмика. Со временем они закрепляются как врожденные, физиологически необходимые реакции, в реализации которых факторы внешней среды играют главным образом лишь сигнальную роль.

Аналогичные положения о причинах и биологическом значении вертикальных миграций зоопланктона развивает И. И. Николаев (1950).

На приспособительное защитное значение вертикальных суточных миграций планктонных рачков в Черном море указывает А. П. Кусморская (1954). С таких же позиций рассматривает это явление Б. П. Мантейфель (1941, 1952).

На рис. 1 мы даем упрощенную схему пищевых взаимоотношений между наиболее важными компонентами населения толщи открытых вод Байкала. Из этой схемы можно видеть, что главными звеньями в пищевой цепи в открытых водах Байкала являются водоросли (продуценты), веслоногий рачек эпишура (*Epischura baicalensis*) и молодь бокоплава макрогектопуса (*Macrohectopus branizkii*) — основные потребители фитопланктона, затем омуль (*Coregonus autumnalis migratorius*), бычки-желтокрылки (*Cottocomephorus*) и голомянки (*Comephorus*) — главные потребители зоопланктона; наконец тюлень, питающийся голомянками и бычками. Все остальные звенья имеют относительно подчиненное значение, за исключением бактерий, участвующих, с одной стороны, в процессах распада отмирающих организмов, с другой — идущих в пищу массовым мелким фильтраторам: эпишуре, коловраткам, инфузориям, по крайней мере, в летнее время.

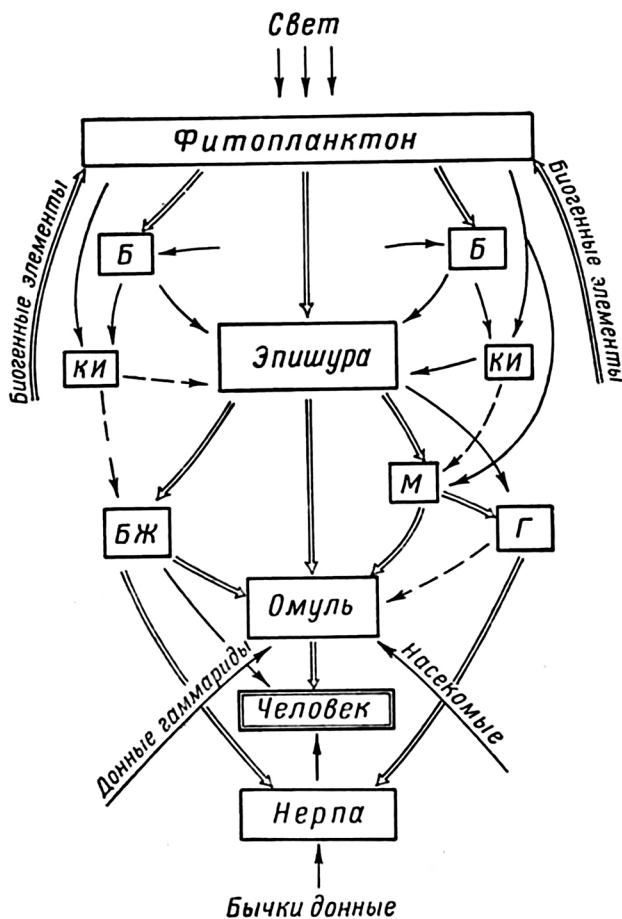


Рис. 1. Схема основных пищевых связей в толще вод открытых районов Байкала

Двойные линии — главные связи; тонкие — второстепенные; прерывистые — предполагаемые; Б — бактерия; КИ — коловратки и инфузории; БЖ — бычок-желтокрылка; М — бокоплав макрогетолус; Г — голомянки

Каждый сезон года по условиям жизни имеет свои особенности. Поэтому естественно ожидать, что вертикальные суточные миграции как приспособительные реакции у одного и того же вида (и возрастной стадии) в разные сезоны года и при разных условиях будут различными.

О сезонных различиях в интенсивности суточных вертикальных миграций пишут многие авторы, причем нередко отмечается, что наиболее широкий размах это явление приобретает летом и осенью. Применительно к байкальскому планктону об этих различиях писал в свое время еще А. А. Захваткин (1932).

Ниже мы излагаем некоторые результаты исследований сезонных изменений вертикальных миграций важнейших видов байкальского планктона в районе Байкальской биологической станции (Большие Коты). В этих исследованиях в 1955—1957 гг. принимали участие под руководством автора Е. П. Николаева, М. Г. Гладкова, Н. И. Ельшанская, Н. И. Коваль. В 1952—1954 гг. такие исследования проводил Л. Н. Могилев. Круглосуточные (через каждые 2—3 часа) сборы планктона в 1955—

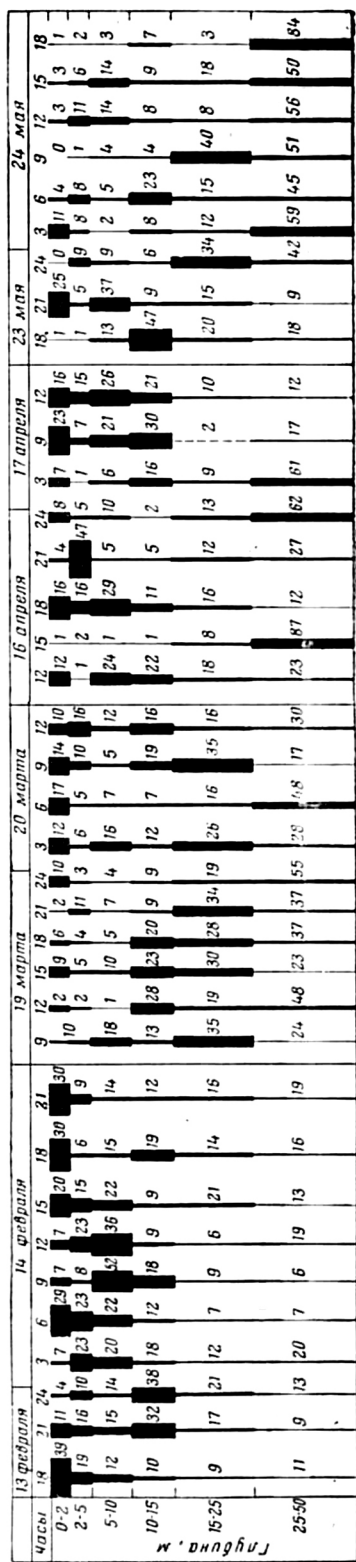


Рис. 2. Суточные изменения вертикального распределения копепоидных стадий эпишуры зимой и весной 1956 г. в Байкале в р-не Б. Кот в. Общая численность рачков в исследуемом слое 0—50 м принята за 100. Площади зачерненных участков (прямоугольников) в столбцах диаграммы соответствуют численности рачков, выраженной в процентах (см. цифры в столбцах), а ширина прямоугольников — относительной концентрации рачков в каждом данном слое воды.

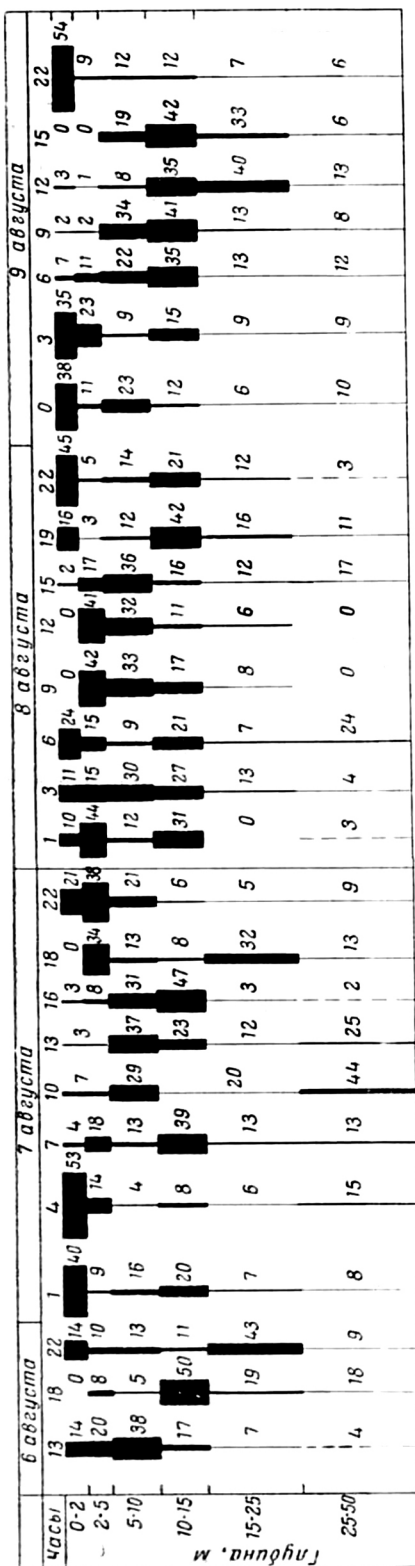


Рис. 3. Суточные изменения вертикального распределения копепоидных стадий эпишуры 6—9 августа 1955 г. Обозначения те же, что на рис. 2.

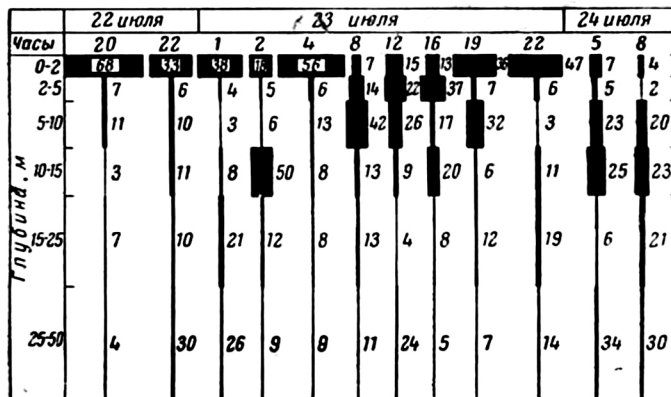


Рис. 4. Суточные изменения вертикального распределения копепоидитных стадий эпишуры 22—24 июля 1955 г.

Обозначения те же, что на рис. 2

1957 гг. производились в районе Больших Котов над глубинами от 100 до 1000 м несколько видоизмененной сетью Джеди из сита № 50, с диаметром входного отверстия в 37 см. Одновременно измерялись температура и прозрачность воды, освещенность над водой в точке наблюдений при помощи люксметра, состояние погоды и т. д.

В табл. 1 и 2 даются сведения о важнейших факторах водной среды в период исследований, на рис. 2, 3 и 4 в наглядной форме показаны вертикальные миграции наиболее важного компонента зоопланктона — эпишуры, на рис. 5 — изменения температуры воды и освещенности в точке наблюдений и интенсивность миграций эпишуры в течение разных сезонов года.

Январь — февраль (первая половина подледного периода). В январе всюду в Байкале образуется ледовый покров. В течение первых двух-трех недель после ледостава толщина его около 20—30 см, но уже в феврале она достигает 50—70 см, причем, как правило, снега на льду сначала бывает очень мало, так как он сдувается ветрами и накапливается в виде сугробов лишь среди торосистых участков. В результате обнажаются обширные окна, сквозь которые через прозрачный лед свободно проникает солнечный свет. Температура воды подо льдом в верхних слоях понижена до немногих долей градуса (табл. 1).

В январе — феврале начинается вегетация весенних водорослей, главным образом диатомей, всплывающих в подледный слой из глубин, по-видимому, еще осенью. Наибольшее их количество в рассматриваемый период скапливается в слое 0—5 и 0—10 м, с максимумом концентрации в самом верхнем 2-метровом слое.

В зоопланктоне преобладают молодые науплиусы эпишуры зимней генерации. Их отрождение происходит в глубоких слоях воды, но затем они всплывают кверху и концентрируются в основной массе в зоне фотосинтеза. Здесь же обнаруживаются байкальские формы коловраток.

Потребители рачкового планктона в январе — феврале в верхних слоях пока еще не появляются. Омуль и бычки-желтокрылки в это время зимуют на склоне мелководий на глубинах около 150—300 м. Макрогектопус живет в глубоких слоях воды.

Науплиусы эпишуры круглые сутки в основной массе (60—80%)¹

¹ Здесь и всюду ниже процент численности мигрирующих рачков высчитан от общей их численности в слое 0—50 м.

Таблица 1

Важнейшие факторы водной среды в подледный период по наблюдениям в 1—1,5 км от берега в районе Б. Котов (1955—1956 гг.)

Факторы	Январь, середина	Февраль, середина	Март, середина	Апрель, 1-я декада	Апрель, 3-я декада
Толщина льда, см	20—40	50—80	80—110	80—60	60—40
„ снега, см	Очень небольшая	Небольшая	5—10	Снег спаян со льдом	Снег спаян со льдом
Восход солнца в точке наблюдения	Около 9 ч.	Около 8 ч.	Около 7 ч.	6 ч. 30 м.	Около 6 ч.
Закат солнца*	„ 17 „	„ 18 „	18 ч. 30 м	19 „ 10 „	19 ч. 30 м.
Длительность дня	„ 8 „	„ 10 „	11 „ 30 „	12 „ 40 „	13 „ 30 „
Продолжительность светового периода с интенсивностью освещения над льдом более 1 лк	9 ч. 40 м.	„ 11 „	13 „ 40 „	14 „ 20 „	15 ч.
Максимальная освещенность на льду в тыс. лк в полдень	12	17	35—44	55	58
Прозрачность воды (днем) по диску Секки, м	20—30	15—25	7—8	8—14	12
Температура воды, °С:					
на глубине 0 м	0,1	0,1	0,3	0,8—1	1,4
„ „ 5 м	0,3	0,3	0,5—0,8	1,0—1,4	1,4
„ „ 20 м	0,4	0,4	0,8	1,0	1,2
„ „ 50 м	1,3	1,0	1,3	1,2—1,3	1,2
„ „ 250 м	3,4	3,6	3,6	3,6	3,3
Слой воды (в м) с максимальной концентрацией водорослей	0—2 и 0—5	0—2 и 0—5	0—2 и 0—5	0—2 и 0—5	0—2 и 0—5

* Время заката и восхода солнца не всегда удавалось точно (до минут) фиксировать, вследствие облачности или тумана.

держатся в слое 0—10 м, а в условиях значительной заснеженности ледового покрова — в слое 0—5 м. В светлое время суток более густые скопления рачков образуются под самым льдом, в темное время концентрация их здесь уменьшается. В этих периодических скоплениях в слое 0—2 м участвуют не более 15—20% общей численности рачков. Амплитуда их суточных миграций в среднем не превышает 10 м.

Копеподитные стадии эпишуры круглые сутки держатся в общем несколько глубже науплиусов. Частичный их подъем кверху в слой 0—2 м замечается после полудня, около 15 часов. Повышенные концентрации удерживаются здесь до 20—21 часа, после чего рачки рассеиваются в слое 0—15 м. Около 8 ч. наблюдается новое кратковременное повышение концентрации в верхнем слое. В миграциях (в подъемах и опусканиях) участвует около 30—35% общей численности рачков. Амплитуда их миграций в среднем 10—15 м.

А. А. Захваткин (1932) указал на вертикальные суточные миграции в зимнее время у некоторых видов коловраток. По нашим наблюдениям, в январе — феврале коловратки рассеяны в слое 0—30 м и суточные миграции их выражены крайне слабо.

У макрогектопуса вертикальные суточные миграции в январе — феврале с трудом поддаются учету. По Захваткину и по нашим наблюдениям, лишь очень небольшая часть этих бокоплавов поднимается к вечеру в подледный слой и продолжает держаться здесь до рассвета.

Сколько-нибудь ясных вертикальных суточных перемещений у голомянок и пелагических бычков в январе — феврале не наблюдается.

Март — апрель (вторая половина подледного периода). Температура воды в слое 0—50 м в марте по сравнению с предыдущим периодом меняется мало. Но с середины апреля температура верхнего 10-метрового слоя поднимается до 1,0—1,4°. Толщина льда достигает в марте 80—120 см, с середины апреля она начинает уменьшаться. Мощность снежного покрова увеличивается до 5—10 см. В апреле снег подтаивает и спаивается со льдом, в результате образуется на льду синевато-белесая, малопрозрачная корка, с неровной поверхностью. В результате этого условия проницаемости света через ледовый покров значительно ухудшаются, хотя светлый период суток удлиняется и сила освещения надо льдом увеличивается (см. табл. 1).

В этот период весенние водоросли, особенно перидиней и диатомей, развиваются с большой интенсивностью, концентрация их в зоне фотосинтеза сильно увеличивается. В годы обильных урожаев мелозир (Melosira) в марте — апреле даже подо льдом, покрытым снегом, идет бурное нарастание ее биомассы при очень слабом освещении.

У эпишуры преобладают старшие возрасты науплиусов и разные стадии копеподитов зимней генерации. Максимальная численность рачков в этот период обнаруживается круглые сутки в слое 10—25 и 10—50 м, т. е. глубже, чем в феврале, что совпадает с расширением до этих глубин зоны массового обитания водорослей. Повышенные концентрации рачков в слое 0—2 м наблюдаются опять же лишь в светлый период суток, около 12—13 ч. Рачки поднимаются в верхний слой под самый лед главным образом из слоя 2—10 м, тогда как концентрация их в слое 15—25 м круглые сутки остается почти неизменной. В миграциях участвуют не более 10—20% общей численности науплиусов и еще меньший процент копеподитов. Около половины общего числа последних круглые сутки держится в слое 15—50 м, и можно говорить лишь о слабой тенденции их к перемещению в подледный слой в наиболее светлое время суток, когда подо льдом имеется «сумеречная» освещенность.

Половозрелые самки эпишуры в основной массе продолжают оставаться круглые сутки на глубине около 150—250 м и глубже. Ясных миграций у них подметить не удается.

Циклопы образуют, как и эпишура, повышенные скопления днем близко ото льда и рассеиваются ночью. Держатся они в общем ближе к поверхности, чем эпишура.

Макрогектопус в основной массе продолжает держаться круглые сутки в слоях 150—250 м, но его молодь образует повышенные концентрации в темное время суток, часто в конце ночи, в слое 0—10 м.

Коловратки держатся, как и прежде, довольно рассеянно в слое 0—30 м, с некоторым увеличением концентрации в верхнем 5-метровом слое, причем в светлое время суток наблюдается увеличение концентрации в слое 0—2 м.

Из пелагических рыб половозрелые бычки-желтокрылки, поднимаясь из глубины, идут в конце подледного периода к берегам для икрометания. Придерживаясь вдоль берегов верхних подледных слоев, они питаются рачковым планктоном.

Омуль в это время медленно перемещается от мест зимовок к берегам обширных мелководий, но это передвижение происходит главным образом в придонных слоях воды, причем питание животного в период подхода к берегам весьма ослаблено.

Май—июнь (переходный к лету период). Вскрытие озера ото льда вносит резкие перемены в условия жизни обитателей толщи воды. Важнейшими новыми факторами в этот период являются: интенсивное прогревание, резкое усиление вертикальной циркуляции и увеличение освещенности верхних слоев воды (табл. 2).

Температура воды в мае во всем верхнем 50-метровом слое выравнивается, и около 20—25 июня в южной части Байкала наступает полная гомотермия на уровне 3,6—3,8°.

Термическое перемешивание и ветровая циркуляция захватывает в мае—июне слои воды, по-видимому, значительно глубже 50—100 м, а во время сильных штормов до 200—250 м.

Солнечные лучи, при свойственной байкальским водам высокой прозрачности (в июне до 30 м и более), глубоко проникают в толщу вод. К тому же продолжительность дня и инсоляция увеличиваются.

Именно этот период является явной гранью между весной и летом в жизни планктона. Весенние формы водорослей (диатомей, перидиней) начинают отмирать, и после прогревания поверхностного слоя выше 4—5° опускание их становится массовым. В результате интенсивного конвекционного перемешивания воды происходит рассеивание водорослей в водной толще. В годы урожая мелоэиры густые скопления колоний названных диатомей, медленно опускающихся вглубь, можно встретить во всех слоях воды вплоть до 300—500 м, а позднее, в июле, и глубже. Вслед за опусканием этой водоросли в глубоких слоях воды обнаруживаются скопления старших копеподитных стадий эпишуры. Однако и теперь наиболее густые концентрации живых водорослей наблюдаются, как правило, в самом верхнем слое 0—5 м.

Как и фитопланктон, мелкие формы зоопланктона (молодь эпишуры, коловратки, инфузории) в мае—июне рассеиваются в толще вод, более половины их количества оказывается за пределами 50-метровой изобаты, и, конечно, эта часть зоопланктона никакого участия в суточных вертикальных миграциях принимать вообще не в состоянии. Рассмотрим эти явления подробнее.

В слое 0—50 м круглые сutki обнаруживается меньше половины общей численности эпишуры в слое 0—250 м. Большая часть половозрелых самок в это время вообще предпочитает глубокие слои, где они отрождают молодь новой весенне-летней генерации.

Науплиусы эпишуры проявляют слабую тенденцию к подъемам вверх из глубин 10—25 м и в вечерние часы, сразу после заката солнца. В подъеме в слой 0—2 м участвует в мае, по-видимому, не более 20—25% общей численности рачков в слое 0—50 м и 10—12% их численности в слое 0—250 м.

Копеподиты ведут себя примерно так же. Наибольшая их численность круглые сutki обнаруживается в слоях 10—15 м. К 21 часу плотность их в слое 0—2 м несколько увеличивается главным образом за счет слоя 3—5 м. В подъеме кверху участвует в мае, по-видимому, также не более 25% общей численности рачков в слое 0—50 м или 12% — в слое 0—250 м. После некоторого рассеивания в середине ночи наблюдается очень слабое, с трудом учитываемое, увеличение концентрации в слое 0—2 м в утренние часы.

Таблица 2

Изменения факторы водной среды (в районе Б. Котлов) в 1,5 км от берега (1956 г.)

Фактор	Май (23—26)	Июнь (25—26)	Июль, 3-я декада	Август (15—25)
Восход солнца	5 ч. 30 м.	Около 5 ч. 00 м.	Около 5 ч. 20 м.	Около 6 ч. 30 м.
Закат „	20 „ 20 „	„ 20 „ 54 „	„ 20 „ 00 „	„ 19 „ 00 „
Длительность дня	16 „ 50 „	„ 16 „ 00 „	„ 16 „ 40 „	„ 12 „ 30 „
Продолжительность светового периода с интенсивностью освещения над водой более 1 лк	17 „ 20 „	18 „ 30 „	17 „ 00 „	„ 15 „ 00 „
Максимальная освещенность над водой в тыс. лк в полдень	—	103	90	80
Прозрачность воды (днем) по диску Секки, м	15—20	15—25	9	8—6
Видимость диска Секки в полночь (без луны), м	—	3—4	—	—
То же при луне, м	—	8	—	—
Температура воды, °С				
на глубине 0 м	1,6	3,7	6,9	14—16
„ „ 5 „	1,6	3,6—3,5	5,0	13,0
„ „ 10 „	1,6	3,5	4,6	10,6—13,0
„ „ 20 „	1,6	3,5	4,5	11,5
„ „ 50 „	1,7	3,5	4,2	5,4
Слой воды (в м) с максимальной концентрацией водорослей	Рассеяние в слое 0—200, увеличенные концентрации в слое 0—2 и 0—5		Рассеяние в слое 0—50 с некоторым увеличением концентрации в слое 0—2	0—2, 0—10

В июне в условиях полной весенней гомотермии (по материалам за 25—26 июня 1956 г.) количество мигрирующих кверху науплиусов совсем ничтожно — не более 3—5% от общей их численности в слое 0—250 м. Круглые сутки рачки более или менее равномерно рассеяны в толще воды, но преимущественно в слое 5—25 м, где обнаруживаются до 40—60% общей их численности. Лишь незначительное повышение концентрации в самом верхнем двухметровом слое воды замечается в вечерние часы (18—20 ч.), а затем в полночь и ранним утром (в 5—6 ч.).

Копеподиты практически круглые сутки образуют несколько увеличенные концентрации в самом верхнем 0—2-метровом слое воды, но численность их здесь ничтожна по сравнению с общей численностью в слое 0—50 м, а вертикальные перемещения с трудом учитываются.

Суточные вертикальные перемещения у коловраток и у макрогектопуса в мае — июне выражены также крайне слабо.

Таким образом, в глубоководных районах Байкала миграции в июне выражены слабее, чем в подледный период.

Июнь — время массового подхода омуля к берегам обширных мелководий. Здесь лето начинается ранее и зоопланктон развивается быстрее. Раньше должен возникать там и летний тип вертикальных миграций, о которых будет сказано ниже. Омуль густыми косяками продвигается вдоль берегов в поисках участков с прогретой до 8—12° водой.

богатой планктоном; в открытых глубоководных районах, в том числе в районе наших исследований, где вода еще холодна даже у берегов, а планктон беден, омуль в июне не появляется.

Половозрелые бычки-желтокрылки в мае — июне продолжают откладывать икру вдоль открытых берегов на каменистых банках. Молодые возрасты их предпочитают придонные слои на свале мелководий, от которых, как и омуль, они постепенно подвигаются к берегам.

Лето (вторая половина июля, август, сентябрь). Наиболее характерные факторы этого периода: относительно высокая температура верхнего слоя воды и резкая обратная температурная слоистость; прекращение конвекционного перемешивания и резкое усиление горизонтальных течений с выходом на поверхность вдоль подветренных берегов холодных глубинных вод, особенно после сильных штормов и бурь северо-западного направления.

В конце июля температура верхних слоев воды (0—5 м) в открытых районах достигает 8—10°. На глубине около 5—8 м в это время нередок резкий температурный скачок (например, с 10 до 6—5°), на глубине 50 м температура держится на уровне около 4—4,5°. В августе температура верхнего слоя даже в глубоководных районах достигает 12—13°, а в некоторые годы 15—16°, на глубине 10 м — 8—10°. В сентябре верхние слои начинают охлаждаться, тогда как температура глубинных слоев продолжает нарастать.

Освещенность верхних слоев воды в июле — сентябре менее яркая, чем в июне, и постепенно к концу лета уменьшается параллельно сокращению светового периода и уменьшению прозрачности воды с 20—30 м (в июне) до 6—10 м (в августе — сентябре).

В июле в глубоководных районах продолжается отмирание весенних водорослей и медленное их погружение. На мелководьях отмирание завершается раньше. На смену исчезнувшим весенним формам появляются летние, в том числе сине-зеленые. Основная масса растений концентрируется в верхних, прогретых слоях (0—2, 0—5 м). С глубиной численность водорослей уменьшается, но в слоях 10—20 м она еще довольно высока. Значительное количество летне-осенней диатомеи *Cyclotella minuta* и некоторых других водорослей обнаруживается и в более глубоких слоях, вплоть до 150 м.

Летом открытые воды содержат значительное количество бактерий, наибольшая плотность которых (до 1 млн. в 1 см³) наблюдается в слое 10—20 м. В августе слой наибольшей плотности бактерий охватывает глубины от 0 до 50 м.

У эпишуры июль — период максимальной численности науплиусов летней генерации. Летом эта молодежь быстро растет и поэтому нуждается в интенсивном питании.

В июле центром максимальной численности эпишуры (до 50—60% общей численности) являются глубины 0—15 и 0—25 м. Отсюда рачки около 17 ч. начинают подниматься кверху. Максимальные плотности в слое 0—2 м приходятся на вечерние (19—21) часы, затем на раннее утро (около 4 ч.). В наиболее темный период ночи замечается уменьшение концентрации рачков в самом верхнем слое воды. В миграциях участвуют до 20—25% науплиусов и до 40—70% копепоидитов из числа обитающих в слое 0—50 м. Густые концентрации рачков в слое 0—2 м сохраняются непрерывно до 4—5 ч., т. е. примерно в течение 7 часов.

В августе зоной массового обитания науплиусов и копепоидитов, как и в июле, в течение круглых суток являются глубины 0—15, 0—25 м.

В облачные дни эта зона несколько сдвигается кверху. Подъем науплиусов в верхний слой намечается на закате солнца, около 19 ч., копеподитов — около 17—18 часов, т. е. за час — полтора до заката солнца. К 21—22 ч., т. е. через 2—3 часа после заката, концентрация рачков в слое 0—2 м становится максимальной и выражается обычно сотнями тысяч экземпляров в 1 м³ (до 80% общей численности рачков в слое 0—15 м). Повышенные плотности в слое 0—2 м, создавшиеся вечером, удерживаются в течение всего темного периода.

В облачные дни и в туман миграции рачков выражены значительно слабее, чем в ясные дни.

На рассвете копеподиты, как и науплиусы, покидают верхний слой и к 8—9 ч. рассеиваются в толще воды, образуя более густые скопления в слое 5—15 м. Наверху, в слое 0—2 м, днем обнаруживается не более 2—5% общей численности рачков.

В сентябре и в августе суточные перемещения рачков весьма сходны.

Циклопы в годы их массового появления в открытых водах летом круглые сутки придерживаются более высоких горизонтов, чем эпишюра. Как и последняя, они совершают интенсивные периодические суточные перемещения вечером кверху, а утром в более глубокие слои. В наиболее темное время суток у циклопов также наблюдается некоторое уменьшение концентрации в верхнем 2-метровом слое и восстановление ее в предутренние часы.

Среди коловраток тенденция к суточным перемещениям летом в более ясной форме наблюдается у *Filinia longiseta* и у *Notholca longispina*. В темное время суток наиболее плотные их скопления обнаруживаются в слое 0—2 и 0—5 м, днем же центр обитания перемещается на глубины 5—15 и 5—25 м.

У макрогектопуса летом вертикальные суточные миграции протекают весьма интенсивно. По данным А. А. Захваткина (1932), днем максимальные скопления этих бокоплавов наблюдаются в зоне глубин 100—200 м. Ночью картина резко меняется. Главная масса макрогектопусов (до 50—60% и более их общей численности в слое 0—250 м) скапливается в поверхностном слое. Подъем совершается вечером между 19 и 21 ч., а опускание утром, с первыми проблесками зари.

По нашим наблюдениям, в первую половину ночи скопления рачков близко от поверхности бывают настолько густыми, что их можно обнаружить даже невооруженным глазом. Рыбаки при постановке плавных омулевых сетей в открытых водах Байкала нередко руководствуются наличием на поверхности вод густых скоплений этого животного, которого они называют «юрком». В подъемах в верхний слой участвуют, по-видимому, не менее 50—60% макрогектопусов из общей их численности в слое 0—500 м. Остальные особи остаются в глубоких слоях.

Лето является периодом массового потребления рачкового планктона рыбами-планктофагами — омулем и бычком-желтокрылкой. За эпишурой охотится также макрогектопус и молодь голомянок. Макрогектопус и молодь бычков сами являются жертвами омуля и взрослых бычков.

Горизонтальные миграции омуля и бычков с середины июля по сентябрь происходят почти исключительно в верхних прогретых и богатых зоопланктоном слоях воды. Пути летних миграций омуля совпадают с повышенными концентрациями рачкового планктона, а последние — с температурой воды около 12—14° на поверхности.

В июле происходит массовое отрождение молоди бычков-желтокрылок. Эта молодь скапливается сначала вдоль берегов, а затем распро-

страняется и в более открытые районы, истребляя громадное количество зоопланктона. Участки Байкала, где в течение продолжительного времени происходит жировка омуля и бычков-желтокрылок, бывают явно «очищены» от рачкового планктона, что неоднократно приходилось наблюдать, например, в таких районах, как Малое море.

Обобщая приведенные данные, мы приходим к следующим положениям и выводам.

1. В подледный период развитие фитопланктона и увеличение численности его основных потребителей (эпишура, некоторые коловратки и инфузории) идет параллельно, причем контакт между ними может осуществляться в пределах всей зоны фотосинтеза, постепенно расширяющейся по мере развития водорослей. Однако наибольшая плотность фитопланктона наблюдается в самом верхнем, подледном слое. Здесь же, т. е. в условиях, наиболее благоприятных для питания, наблюдаются сгущения потребителей фитопланктона, рачков и коловраток, но лишь в течение ограниченного времени, главным образом в послеполуночные часы.

В подледный период, в условиях очень низкой и почти выровненной в слое 0—50 м температуры, периодические перемещения рачков вверх выражены очень слабо. В них участвуют не более 10—20% общей численности эпишуры и, по-видимому, еще меньший процент макрофитофлоры.

2. После вскрытия Байкала ото льда, в переходный к лету период (май—июнь), происходит общее рассеивание фито- и зоопланктона в слоях воды от поверхности до 100—150 м и глубже. Благодаря этому контакт между водорослями и их потребителями может происходить во всем этом слое. Мелкие рачки, коловратки, инфузории в этот период оказываются в основной своей массе вообще за пределами верхнего 50-метрового слоя и физически не в состоянии совершать ежесуточные подъемы в верхний слой. Лишь незначительная доля их удерживается в слое 0—20 и 0—30 м, где сохраняются также и живые водоросли с некоторым повышением их концентрации в слое 0—5 м.

В переходный период медленно нарастает температура верхнего слоя воды, и в конце июля наступает гомотермия на уровне около 3,6°. Освещенность воды и ее прозрачность по сравнению с подледным периодом резко возрастают, интенсивность же вертикальных суточных миграций рачков и других компонентов планктона, наоборот, совсем ничтожна: в подъемах в верхний слой 0—2 и 0—5 м принимает участие не более 5—10% общей численности ракообразных.

3. Интенсивность вертикальных миграций рачков резко возрастает летом, когда в миграциях участвуют уже до 70—80% общей их численности. Это возрастание идет параллельно повышению температуры и резкой ее слоистости, тогда как освещенность воды и ее прозрачность по сравнению с маем—июнем заметно уменьшаются (рис. 5)¹.

¹ Следует пояснить, что под интенсивностью миграций мы понимаем процентное отношение численности особей мигрирующего вида в верхнем слое воды в темное время суток (летом) к общей численности рачков в исследуемом слое, за вычетом численности их в этом же слое в светлое время. Например, общая численность рачков в слое 0—50 м — 100%, вечером или ночью в верхнем 0—5 м слое скапливается 70% этой численности, днем же их было здесь 10%, интенсивность миграции выражается в 70—10=60%, т. е. не менее 60% от общей численности рачков переместилось в данный отрезок времени снизу в верхние слои (ср. Богоров, 1939а, б).

М. Е. Виноградов (1956) в понятие интенсивности включает не только процент численности мигрирующих особей, но и амплитуду миграций. Но это два разных явления и их не следует объединять в единую меру.

Подъем зоопланктона в слой наиболее плотных концентраций водорослей (0—2 и 0,5 м) происходит летом не в послеполуденные часы, как в подледный период, а вечером, перед закатом солнца. В период наиболее плотных скоплений зоопланктона в верхнем 2-метровом слое воды летом освещенность над водой менее 1 лк, однако диск Секки бывает еще видимым до глубины 3—4 м, а в лунные ночи до 6—8 м (при общей прозрачности воды днем до 10—15 м).

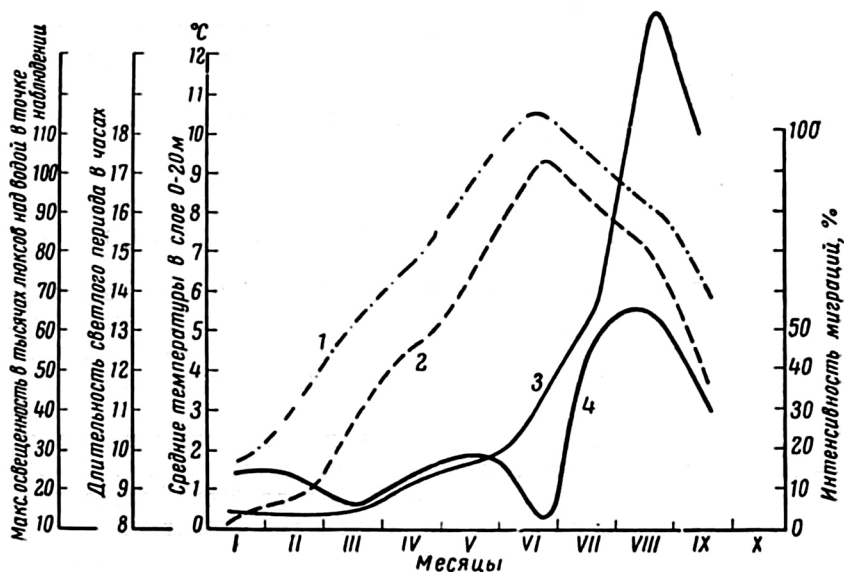


Рис. 5. Сезонные изменения температуры воды, освещенности и интенсивности вертикальных миграций копепоидитных стадий эпишуры в 1955—1956 гг. в оз. Байкал в районе Б. Котов

1 — длительность светлого периода суток в часах (освещенность более 1 лк над водой в точке наблюдений); 2 — максимальная освещенность в тысячах люксов в середине дня над водой; 3 — средняя температура воды в слое 0—20 м; 4 — интенсивность миграций эпишуры

4. Этот же слой воды, 0—2 и 0—5 м, является летом основным пастбищем для главных потребителей зоопланктона — омуля и бычков-желтокрылок. Рыбы-планктофаги обладают весьма острым зрением, приспособленным для видения в сумеречном освещении (Бабурина, 1955). Байкальский омуль темной летней ночью хорошо видит неокрашенную омулевую капроновую сеть, и уловы в такие сети всегда бывают меньше, чем в окрашенные в синий или бурый цвета. Выедание рыбами и другими зоопланктофагами рачкового планктона в местах густых скоплений последнего установлено многочисленными наблюдениями как в морях, так и в пресных водах и является общеизвестным фактом.

5. Противоречие между потребностью рачков в обильной пище в виде водорослей, концентрирующихся преимущественно в самом верхнем, ярко освещенном слое, и угрозой их истребления в этой же зоне врагами разрешается развитием инстинкта вертикальных миграций. У рачков вырабатывается потребность жить в сумеречных условиях освещения, которые, позволяя им интенсивно питаться на их пастбище, в то же время обуславливают относительную их невидимость, предохраняющую от выедания.

Периодическое смещение по вертикали оптимальной («сумеречной») освещенности в течение суток определяет ритмику миграций, время появления мигрирующих видов в верхних слоях и время их рассеивания в более глубоких слоях. Если освещенность в верхних слоях воды, на пастбище, становится выше оптимальной, рачки опускаются вглубь; если ниже оптимальной, что всегда бывает ночью в подледный период, а также в наиболее темный период ночи летом, то рачки теряют ориентировку и несколько рассеиваются, но вновь восстанавливают более плотные концентрации в верхнем слое: летом в предутренние и ранние утренние часы, зимой в послеполуденные часы, т. е. тогда, когда вновь восстанавливается оптимальная освещенность.

Вырабатывающийся исторически оптимум освещенности различен не только для разных видов, но и для разных возрастных стадий одного и того же вида. В выработке этого оптимума, по-видимому, играют значительную роль размеры тела животного, что обуславливает степень его видимости врагами в водной толще, а также особенности строения тела, например прозрачность и т. п. Так, амплитуда вертикальных миграций макрогектопуса, длина тела которого достигает 20 мм, в среднем 100—150 м, а у разных стадий эпишуры — в среднем не более 20—10 м.

6. Острога зрения у рыб-планктофагов, позволяющая им отыскивать скопления планктона при очень ослабленном сумеречном освещении, не противоречит высказанным выше положениям о приспособительном значении вертикальных миграций поедаемых ими рачков. Нужно полагать, что сама острота зрения вырабатывается у планктофагов в связи с необходимостью видеть жертву в условиях слабого освещения. Здесь происходит двусторонний процесс приспособления к биотическим условиям жизни. Жертва вырабатывает и совершенствует средства защиты от истребления, потребитель «изыскивает» наилучшее средство обеспечить себе пищу.

7. Значение вертикальных миграций рачков заключается также в том, что продолжительность пребывания их в верхних слоях, где они интенсивно питаются и в то же время подстерегаются их потребителями, ограничена сравнительно немногими часами, в общем не более 7—8, тогда как остальное время суток они рассеиваются в более глубоких слоях и разреженность популяций сама по себе делает их малодоступными для врагов в течение большей части суток.

Приведенные здесь положения и выводы, конечно, являются лишь слабой попыткой понять сложные явления вертикальных миграций с биологических позиций. Дальнейшие тщательные как полевые, так и экспериментальные исследования должны помочь глубже проникнуть в суть этих важных явлений, объяснения которых до сих пор крайне противоречивы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабурина Е. А. 1955. Глаз и сетчатка у каспийского пузанка. Докл. АН СССР, т. 100, № 6.
- Богоров В. Г. 1939. Суточная вертикальная миграция *Eurytemora grimmeri* в Каспийском море. Сб., посвящ. Н. М. Книповичу. М.
- Богоров В. Г. 1939б. Коэффициенты суточного вертикального распределения планктона. Докл. АН СССР, т. 23, № 7.
- Виноградов М. Е. 1956. Вертикальное распределение и миграции зоопланктона в Беринговом и Охотском морях и северо-западной части Тихого океана. Автореф. канд. дисс. М., Ин-т океанологии АН СССР.
- Захваткин А. А. 1932. К познанию суточных миграций зоопланктона. Тр. Байкальск. лимнолог. станции АН СССР, т. II.

- Кожов М. М. 1947. Животный мир Байкала. Иркутск.
- Кусморская А. П. 1954. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. VI.
- Мантейфель Б. П. 1941. Планктон и сельдь в Баренцовом море. Тр. Полярного н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии, вып. 7.
- Мантейфель Б. П. 1952. Планктонология и научно-промысловая разведка пелагических рыб. Докл. по биол., сист. и питанию рыб, по химии моря и сетеконсервир., вып. 1.
- Николаев И. И. 1950. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение. Зоол. журн., т. 29, вып. 6.
-