

УДК 591.524.12:595.3

СЕЗОННЫЕ И СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕ

Л. А. Базаркина



Проведен анализ сезонной динамики суточных вертикальных миграций планктонных ракообразных в оз. Азабачье. Установлено, что вертикальные перемещения рачков обусловлены комплексным воздействием абиотических и биотических факторов. Наиболее активные вертикальные миграции совершают взрослые особи популяций в целях добывания пищи и защиты от рыб-планктонофагов. Ритмы фаз миграций рачков определяет фотопериод. Сезонные изменения вертикального распределения ракообразных в течение суток, главным образом, регулируются трофическими условиями и возрастным составом популяций ракообразных, а также присутствием в водоеме позвоночных хищников.

L. A. Bazarkina. Vertical seasonal and diurnal migrations of plankton crustaceans in the pelagic zone of Azabachye Lake // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 103–110.

Seasonal dynamics of vertical diurnal migrations of plankton crustaceans in the Lake Azabachje has been analyzed. Vertical migrations of crustaceans have been found to be determined by a complex influence of biotic and abiotic factors. Mostly active vertical migrations in the population have been demonstrated by adult individuals in order to get food and to escape the fishes-plankton feeders. Phase's rhythm of crustacean migration has been determined by the photoperiod. Seasonal dynamics of vertical distribution of crustaceans for 24 hours has been regulated mostly by trophic conditions, age composition of crustacean population and occurrence of vertebrate predators either.

Жизненный цикл планктонных ракообразных в пресноводных водоемах проходит при меняющихся условиях окружающей среды. Одним из механизмов приспособления рачков к новым абиотическим и биотическим обстоятельствам является миграционное поведение (Мантейфель, 1987).

Вертикальные перемещения ракообразных обусловлены, прежде всего, необходимостью добывания пищи и избегания контактов с хищниками (Neill, 1990). Однако стратегия, направленная на то, чтобы «поест, но не быть съеденным», задающая соответствующий вектор естественному отбору, никогда не может быть достигнута с абсолютным совершенством, так как планктонные ракообразные все равно в определенной степени выедаются рыбами.

Исследования пространственного распределения планктонных ракообразных особо актуальны на выростных водоемах ценных промысловых рыб, в частности нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), которая в течение двух–трех лет жизни в озерах питается преимущественно планктонными ракообразными (Белоусова, 1974; Бугаев и др., 1991). Одно из крупнейших азиатских стад нерки воспроизводится в оз. Азабачье (Остроумов, 1972).

Цель настоящей работы — определить особенности суточных вертикальных миграций планктонных ракообразных в оз. Азабачье и на основании собственных и литературных данных выявить ведущие факторы, вызывающие их сезонные изменения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Азабачье расположено в нижнем течении р. Камчатка. По площади (56,5 км²) оно относится к крупным водоемам полуострова: длина — 13 км, ширина — 7,8 км, средняя глубина — 18 м. В тече-

ние шести месяцев (декабрь–май) озеро покрыто льдом. Дважды в год (июнь, октябрь) происходит полная циркуляция водных масс, а в апреле и сентябре устанавливаются четко выраженные температурные стратификации — инвертированная и прямая, соответственно. По гидрохимическому режиму и биологическим показателям оз. Азабачье относится к мезотрофному типу водоемов со щелочной реакцией среды.

В фитопланктоне доминирует представитель диатомовых водорослей — *Aulacoseira subarctica* (Kutz.) Simonsen. Сообщество ракообразных — типичное для северных мезотрофных водоемов: Copepoda представлены *Cyclops scutifer* Sars и *Eurytemora kurenkovi* Borutzky, Cladocera — *Daphnia galeata* Sars и *Leptodora kindti* Focke.

В оз. Азабачье с молодью нерки местной популяции одновременно нагуливаются мигранты нерки из притоков нижнего течения р. Камчатка (Бугаев, 1986) — трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (L.) жилой и проходной форм, девятииглая колюшка *Pingitius pingitius* (L.), малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas) и кижуч *O. kisutch* (Walb.).

Вертикальные съемки проводили в 1988 г. на постоянной станции, расположенной в глубоководной части пелагиали озера, в сроки характерных для оз. Азабачье периодов гидрологического режима: обратной температурной стратификации — 24–25 апреля, летней гомотермии — 15–16 июня, развития и установления прямой температурной стратификации — 16–17 июля и 19–20 сентября, и осенней гомотермии — 20–21 октября. В каждую дату наблюдений измеряли прозрачность воды диском Секки и температуру воды на горизонтах 0, 5, 10, 15, 20, 25 и 33 м глубоководным термометром. Планктонные пробы отбира-

ли замыкающей сетью Джели (газ № 67, диаметр входного отверстия 18 см) в слоях 0–5, 5–10, 10–15, 15–20, 20–25, 25–30, 30–35 м с интервалом в 4 ч. В течение 1988 г. было собрано и обработано 182 фракционные пробы планктона.

Планктонные пробы обрабатывали под микроскопом МБС-9 в камере Богорова, согласно рекомендациям, приведенным в литературе (Киселев, 1956; Методика ..., 1975). В популяциях *Soropoda* отдельно учитывали науплиусов и копепоидов I–VI стадий, в том числе и взрослых особей (самцов, яйценосных и яловых самок); у *Cladocera* — молодых особей, яйценосных самок, самок без яиц и с эфиппиями, самцов.

Коэффициенты интенсивности вертикальных миграций (K_L) ракообразных разных видов и возрастов определяли по формуле:

$$K_L = \frac{M_L}{M_{Lmax}} \times 100\%,$$

где M_L — интенсивность перемещения ядра возрастной группы за определенный интервал времени; M_{Lmax} — максимально возможная интенсивность перемещения всех особей данного возраста от дна до поверхности водоема (или обратно) за тот же период времени (Виноградов, 1968). Коэффициент интенсивности миграций, предложенный Виноградовым, одновременно учитывает количество переместившихся организмов и амплитуду их миграции, что позволяет провести как межсезонные, так и межгодовые сравнения интенсивности миграций отдельных видов ракообразных в одном или в нескольких водоемах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В подледный период в планктоне оз. Азабачье присутствует только *C. scutifer*. Две серии вертикальных съемок, выполненных днем (14 ч) и ночью (2 ч) в

апреле при условиях инвертированной температурной стратификации, показали, что в течение суток циклопы распределяются по глубине водоема неравномерно и избегают зоны металимниона (рис. 1). В дневное время суток науплиусы и копепоиды I стадии концентрируются на глубинах 10–15 м, копепоиды II и III стадий занимают преимущественно слой 20–25 м. В ночное время рассматриваемые возрастные группы создают максимум плотности на горизонте 5–10 м. Копепоиды IV стадии днем наиболее многочисленны в слое 30–35 м, а ночью только около 5% особей этой возрастной группы поднимается на глубины 5–10 м. Копепоиды V стадии в течение дня не мигрируют и сохраняют максимум численности в гипolimнионе. В период ледостава коэффициенты интенсивности вертикальных миграций науплиусов и копепоидов IV стадии составляют 7%, копепоидов III стадии — 20%, копепоидов I–II стадий — 32%.

В июне, в период летней гомотермии, копепоиды III стадии в дневное время занимают в основном верхние горизонты 0–15 м, копепоиды IV, V стадий и самцы находятся у дна водоема (табл. 1). В связи с тем, что оз. Азабачье расположено на 56° с. ш., 2 часа ночи в данный период по освещенности соответствуют сумеркам. В это время *C. scutifer* всех возрастных групп имеет максимум численности в поверхностном пятиметровом слое. Наиболее активными мигрантами являются самцы. В некоторых озерах ракообразные в периоды гомотермии распределяются по глубине водоема равномерно (Гресе, Карпова, 1941; Herbst, 1955).

В июле, с началом развития прямой температурной стратификации, науплиусы *E. kurenkovi*, молодь *D. galeata* и *L. kindti* в течение суток занимают слой 0–10 м, не проявляя миграций (рис. 2). Младшие копепоиды эвритермы в первой половине обитают в

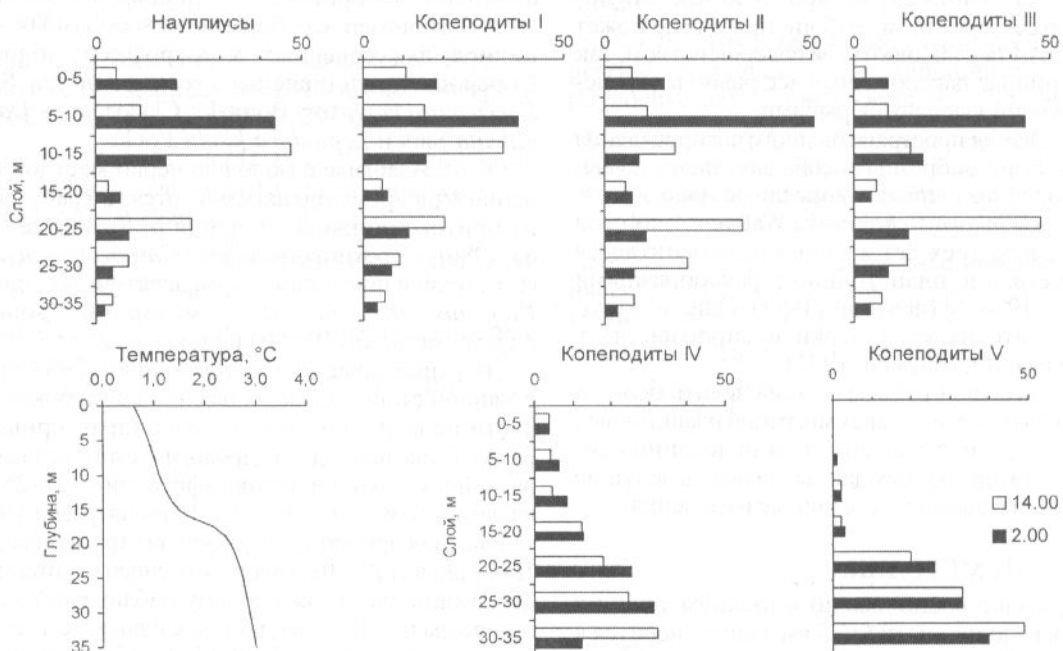


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры воды и *C. scutifer* разных стадий в пелагиали оз. Азабачье в дневное (14.00) и ночное (2.00) время 24–25 апреля 1988 г. По оси абсцисс — относительная численность, %

Таблица 1. Вертикальное распределение (% от общей численности) и коэффициенты интенсивности миграций (K_L , %) возрастных групп *C. scutifer* в пелагиали оз. Азабачье в период летней гомотермии (15–16 июня) 1988 г.

| Копеподиты Время суток, ч | III | | IV | | V | | VI ² | |
|------------------------------|------|------|------|------|------|------|-----------------|------|
| | 14 | 2 | 14 | 2 | 14 | 2 | 14 | 2 |
| Слой, м | | | | | | | | |
| 0–5 | 25,8 | 50,5 | 13,4 | 61,6 | 5,0 | 47,9 | — | 43,1 |
| 5–10 | 25,8 | 36,1 | 4,1 | 7,0 | 1,0 | 20,2 | — | 27,7 |
| 10–15 | 22,5 | 3,6 | 4,1 | 7,0 | 7,1 | 11,6 | — | 10,8 |
| 15–20 | 12,9 | 9,0 | 21,7 | 10,4 | 28,3 | 7,5 | 11,0 | 9,1 |
| 20–25 | 6,5 | 0,4 | 26,8 | 7,0 | 28,3 | 6,4 | 36,3 | 6,2 |
| 25–35 | 6,5 | 0,4 | 26,9 | 7,0 | 30,3 | 6,4 | 52,7 | 3,1 |
| K_L 14 ч → 2 ч | 22,6 | | 42,6 | | 47,5 | | 65,0 | |

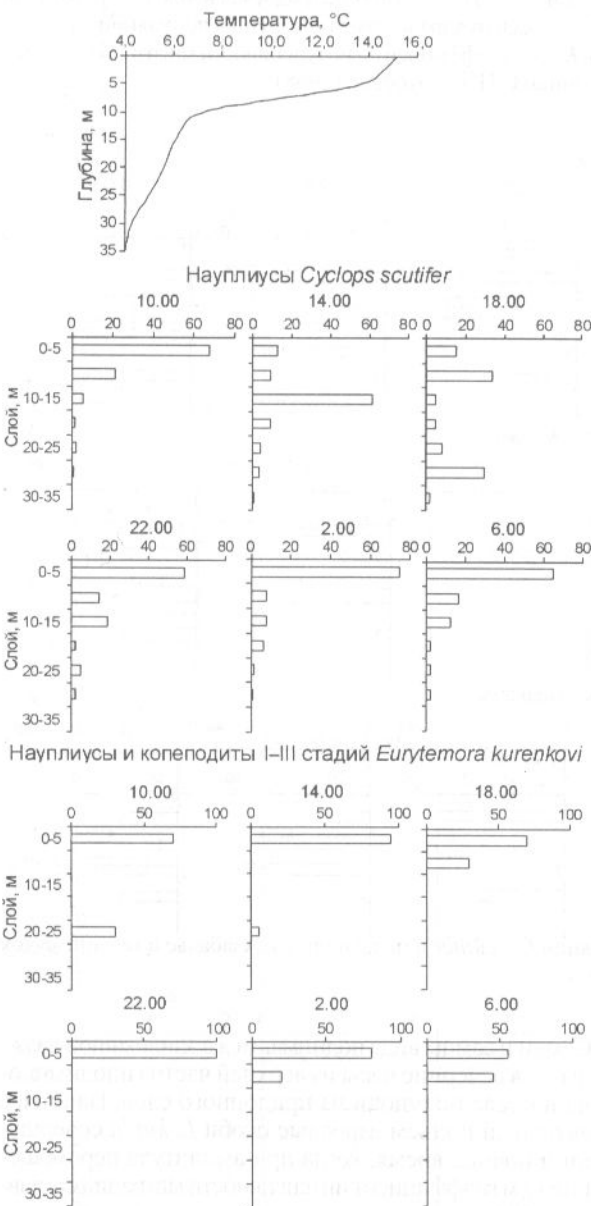


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры воды и особей младших возрастных стадий популяций *C. scutifer* и *E. kurenkovi* в пелагиали оз. Азабачье в течение суток 16–17 июля 1988 г. По оси абсцисс — относительная численность, %

слое 20–25 м, а к 22 ч поднимаются к поверхности водоема.

Наиболее активные миграции в июле совершают особи *C. scutifer*. Науплиусы циклопов большую часть суток находятся в эпилимнионе, к 18 ч частично опускаются в гипolimнион (рис. 2). Различий в последовательности миграций самцов и самок *C. scutifer* не отмечено. В течение суток взрослые особи дважды поднимаются в верхний слой в утренние и вечерние часы (рис. 3). В дневное время самки и самцы вида опускаются в придонный слой озера, а после полуночи неравномерно распределяются по глубине водоема. Коэффициенты интенсивности вечерних миграций особей *C. scutifer* разного пола практически равны (около 20%), науплиусов — 38%. В утренние часы интенсивность подъема рачков к поверхности озера повышается: у самцов до 37%, у самок без яйцевых мешков до 44%, у яйценосных самок до 49%.

Подобное миграционное поведение наблюдала Мазепова (1963) у *Cyclops kolensis* в летние месяцы в оз. Байкал. Хэлворсен и Элгморк (Halvorsen, Elgmork, 1976) полагают, что подъем яйценосных самок *C. scutifer* в более теплые верхние слои благоприятен для развития яиц. Вероятно, здесь же происходит и рождение их потомства.

В летние месяцы 1960-х годов Белоусова (1968) отмечала только один подъем *C. scutifer* — в вечерние часы, при этом коэффициенты интенсивности миграций были равны: у науплиусов 7%, у самцов 38%, у яйценосных самок 10%, у самок без яйцевых мешков 20%.

19–20 сентября 1988 г., в позднюю фазу летней стагнации, при перемещении термоклина в слой 15–20 м, науплиусы и копепоиды популяции *C. scutifer* в утренние часы образуют скопления в верхнем 10-метровом слое и у дна водоема. В дневное время науплиусы и копепоиды I стадии поднимаются в верхний 5-метровый слой, а копепоиды II–III стадий концентрируются в гипolimнионе. Подъем науплиусов продолжается до 14 ч, копепоидов I стадии — до 18 ч. В 18 ч центр ядра всех возрастных групп *C. scutifer* расположен над металимнионом. Наиболее активный подъем совершают копепоиды III стадии (табл. 2). С наступлением ночи до 60% особей популяции опускается в придонный слой водоема. К 2 ч науплиусы частично, а копепоиды I–III стадий большей частью поднимаются в эпилимнион, образуя максимум численности в слое 10–15 м. Интенсивность миграций науплиусов и копепоидов I–II стадий в ночное время в 2 раза выше, чем в дневное (табл. 2).

В 1964 г., в период установления летней стратификации в оз. Азабачье, Белоусова (1968) наблюдала практически равномерное распределение науплиусов и копепоидов *C. scutifer* по глубине водоема. Миграции рачков к поверхности озера в утренние часы и после полуночи были слабо выражены (табл. 2).

В сентябре копепоиды IV–V стадий и взрослые особи *E. kurenkovi* в дневное время находятся в верхнем слое гипolimниона, а к 18 ч поднимаются в эпилимнион (рис. 4). В ночное время *Eurytemora* мигрирует в придонный слой водоема. После полуночи рачки поднимаются в поверхностный слой, а в 6 ч утра, до восхода солнца, начинают опускаться на

Таблица 2. Оценка суточных вертикальных миграций разных стадий *C. scutifer* в пелагиали оз. Азабачье в позднюю фазу летней стагнации в 1988 и 1964 гг.

| Стадия развития | T ₁ -T ₂ , ч | Положение ядра в начале миграции, м | | | Положение ядра в конце миграции, м | | | А, м | K _L , % | K _L [*] , % |
|-----------------|------------------------------------|-------------------------------------|------------------|------------------|------------------------------------|------------------|------------------|------|--------------------|---------------------------------|
| | | H _{25%} | H _{75%} | H _{50%} | H _{25%} | H _{75%} | H _{50%} | | | |
| Науплиусы | 10-14 | 8 | 24 | 15 | 5 | 20 | 12 | 3 | 10,7 | 8,7 |
| | 22-2 | 16 | 28 | 26 | 9 | 24 | 14 | 12 | 25,3 | 13,3 |
| Копепоиды I | 10-18 | 5 | 19 | 9 | 2 | 13 | 5 | 4 | 12,0 | 7,4 |
| | 22-2 | 8 | 28 | 25 | 4 | 13 | 9 | 16 | 38,3 | 24,1 |
| II | 14-18 | 5 | 25 | 20 | 3 | 21 | 9 | 11 | 15,5 | 9,6 |
| | 22-2 | 8 | 28 | 22 | 6 | 13 | 10 | 12 | 32,0 | 18,4 |
| III | 14-18 | 18 | 25 | 21 | 3 | 20 | 9 | 12 | 37,6 | 19,2 |
| | 22-2 | 8 | 27 | 23 | 7 | 15 | 12 | 11 | 24,1 | 14,0 |

Примечание. T₁, T₂ — время суток начала и завершения миграции; H_{25%}, H_{75%} — глубина водоема, выше которого находится 25 и 75% численности возрастной группы популяции; H_{50%} — центр ядра возрастной группы популяции; А — амплитуда миграции; K_L — коэффициент интенсивности миграции; K_L^{*} — коэффициенты интенсивности миграций *C. scutifer* в позднюю фазу летней стагнации в 1964 г., рассчитанные по данным С.П. Белоусовой (1968)

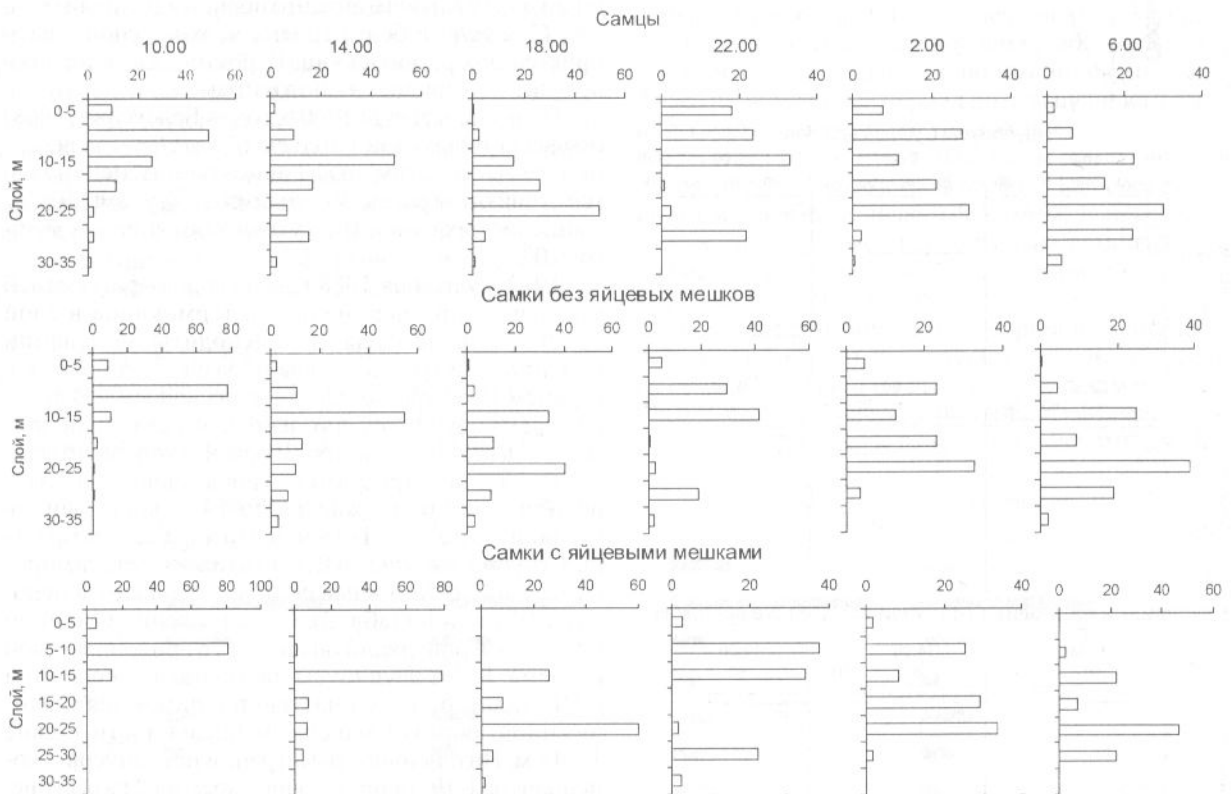


Рис. 3. Вертикальное распределение взрослых особей популяции *C. scutifer* в пелагиали оз. Азабачье в течение суток 16-17 июля 1988 г. По оси абсцисс — относительная численность, %

дневную глубину. Верх направленные миграции вида более интенсивны от 22 до 2 ч ночи: при коэффициенте миграции 55% особи преодолевают 20-метровый слой. После полудня амплитуда миграции *Eurytemora* к поверхности составляет 15 м, коэффициент миграции — 27%.

Молодь *L. kindti* в период установления прямой температурной стратификации в течение суток мигрирует в пределах эпилимниона, поднимаясь в верхний 5-метровый слой во второй половине дня и опускаясь к термоклину после полуночи (рис. 4).

Самки и самцы вида поднимаются в эпилимнион дважды — в вечерние часы из верхней части гипolimниона и после полуночи из придонного слоя. Наиболее активный подъем взрослые особи *L. kindti* совершают в ночное время, когда при амплитуде перемещения 17 м коэффициент интенсивности миграции составляет 58%.

В сентябре молодые особи *D. galeata* в продолжение суток занимают верхний 10-метровый слой. Более крупная молодь дафний (0,40-0,60 мм) в дневное время и после полуночи мигрирует через тер-

моклин в гипolimнион, а в утренние и вечерние сумерки частично возвращается в эпилимнион (рис. 5). В начале дня самки без яиц практически равномерно распределяются по всей глубине водоема, избегая зоны металимниона, а яйценозные самки и самцы популяции концентрируются у дна (рис. 5). В дневное время самки без яиц образуют скопление в слое 15–20 м, а яйценозные самки и самцы сохраняют высокую плотность в гипolimнионе. Перед заходом солнца взрослые особи *D. galeata* поднимаются в верхние слои. Особенно активны самцы, коэффициент интенсивности миграций которых с 14 по 18 ч равен 63%. С наступлением ночи взрослые дафнии опускаются в гипolimнион, после полу-

ночи поднимаются и до рассвета находятся в эпилимнионе. Амплитуда миграций самок *D. galeata* с 22 по 2 ч составляет 15 м, а самцов — 18 м, при этом коэффициенты интенсивности миграций соответственно равны 42 и 60%. Подобный характер миграций взрослых дафний отмечен в озерах Лох-Дерг (Шотландия) (Southern, Gardiner, 1932) и Дальнее (Камчатка) (Кожевников, 1968).

В 1960-е годы, в период летней стратификации в оз. Азабачье, Белоусова (1968) наблюдала слабые миграции самок без яиц, яйценозных самок и самцов *D. galeata* ($K_L^* = 20\%$) в пределах эпилимниона.

В октябре при равномерном распределении температуры воды особи популяций *C. scutifer*, *E. kurenkovi*, *D. galeata* и *L. kindti* в течение суток вертикальных миграций не совершают. Науплиусы и копепоиды I–II стадий циклопов распределены по глубине водоема неравномерно, но четко выраженных ядер не образуют. Копепоиды III–IV стадий *C. scutifer*, яйценозные самки *E. kurenkovi*, самки и самцы *Cladocera* постоянно находятся в гипolimнионе.

Основными факторами, регулирующими динамику вертикального распределения ракообразных в лососевом озере Азабачье в течение года, могут быть — присутствие рыб, трофические условия и возрастной состав популяций ракообразных, а также температурный режим, освещенность и продолжительность светового дня.

В период ледостава, когда фитопланктон в пелагиали озера практически отсутствует, а планктонофаги обитают в слое 10–20 м (Белоусова, 1972), до 70% *C. scutifer* находится в гипolimнионе и суточных вертикальных миграций не совершает. В июне, после вскрытия водоема в период «белых ночей» и бурного «цветения» диатомовых водорослей, циклопы после полуночи (к 2 ч) временно поднимаются из гипolimниона к поверхности, где в это время концентрируется и молодь рыб.

В июле–сентябре половозрелые *C. scutifer*, *D. galeata* и *L. kindti*, копепоиды *E. kurenkovi* IV–V стадий дважды в течение суток поднимаются в поверхностный слой — после захода и перед восходом солнца. Во второй половине лета подъем рачков к поверхности в вечерние часы завершается к 22 ч, а в начале осени, с сокращением продолжительности дня, — на четыре часа раньше (в 18 ч). В темное ночное время большая часть половозрелых особей каждой популяции рассеивается и неравномерно распределяется по глубине водоема. Это, вероятно, связано с увеличением численности рыб в пелагиали озера, обусловленным миграцией сеголетокaborигенной молоди рыб из литорали и заходом сеголеток нерки транзитных популяций, малоротой корюшки и трехиглой колюшки из р. Камчатка. Молодь *Cladocera*, науплиусы и младшие копепоиды *Copepoda*, менее подверженные выеданию рыб, летом и осенью в течение суток практически постоянно обитают в слое 0–10 м.

Поздней осенью, когда светлая часть дня сокращается и «отцветают» диатомовые водоросли, эпилимниальные самки ветвистоусых ракообразных, яйценозные самки *E. kurenkovi* и копепоиды *C. scutifer*

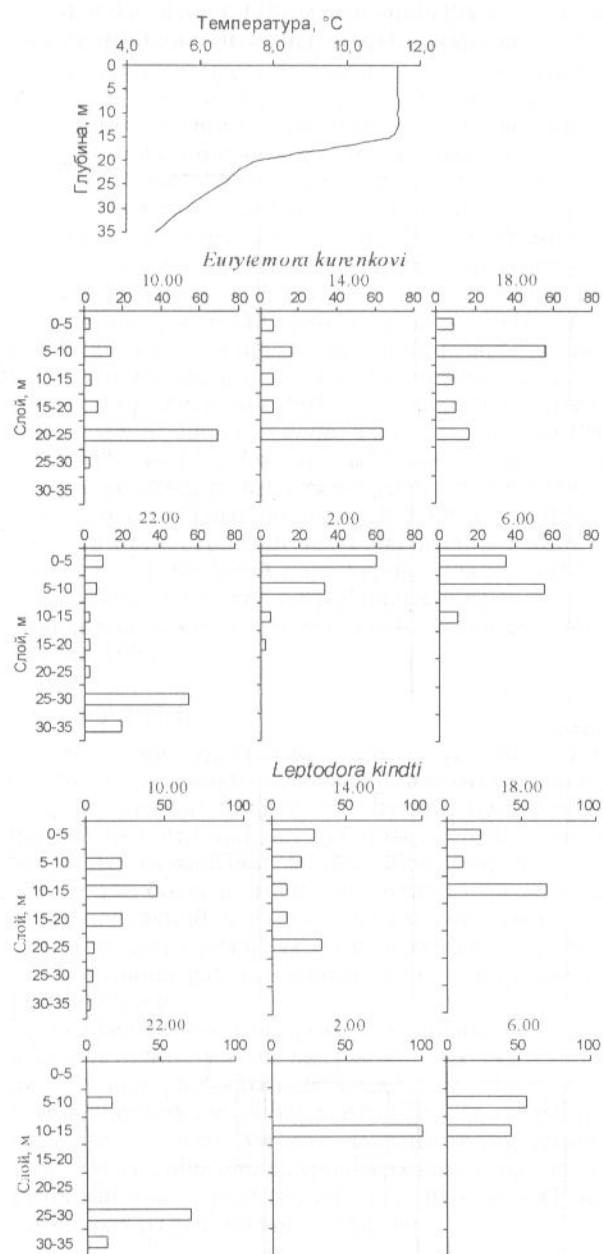


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры воды и популяций *E. kurenkovi* и *L. kindti* в пелагиали оз. Азабачье в течение суток 19–20 сентября 1988 г. По оси абсцисс — относительная численность, %

III–IV стадий концентрируются в гипolimнионе водоема и миграций к поверхности не совершают.

Абиотические факторы (стоковые течения, динамичность водных масс, режим биогенных элементов и температуры воды) проявляют косвенное влияние на вертикальное распределение ракообразных комплексно. В период ледостава снижение концентрации биогенных элементов в водной толще водоема приводит к депрессии кормового фитопланктона и снижению насыщения вод кислородом, особенно в гипolimнионе озера, где в зимние месяцы обитает большая часть *C. scutifer*. Однако благодаря низким температурам циклопы довольно хорошо переносят дефицит пищи и кислорода, и массовой гибели рачков подо льдом, как и рыб, в оз. Азабачье никогда не происходит.

После вскрытия водоема поступление биогенных элементов из бентали озера по завершении полной

летней циркуляции водных масс и с поверхностным стоком в период половодья способствует бурному развитию диатомовых водорослей, а повышение температуры воды стимулирует миграции *C. scutifer* в целях добычи пищи.

Во все сезоны года ракообразные в течение суток кратковременно образуют скопления на разных глубинах, но из-за непереносимости высоких температурных градиентов рачки избегают длительного пребывания в слое термоклина. Роль температурного фактора, по-видимому, в большей степени сказывается на онтогенетических миграциях, связанных с различной энергетической потребностью особей разного возраста. Подъем взрослых рачков в теплые поверхностные слои в сумеречное время для активного откорма дает возможность ракообразным питаться при небольшом риске

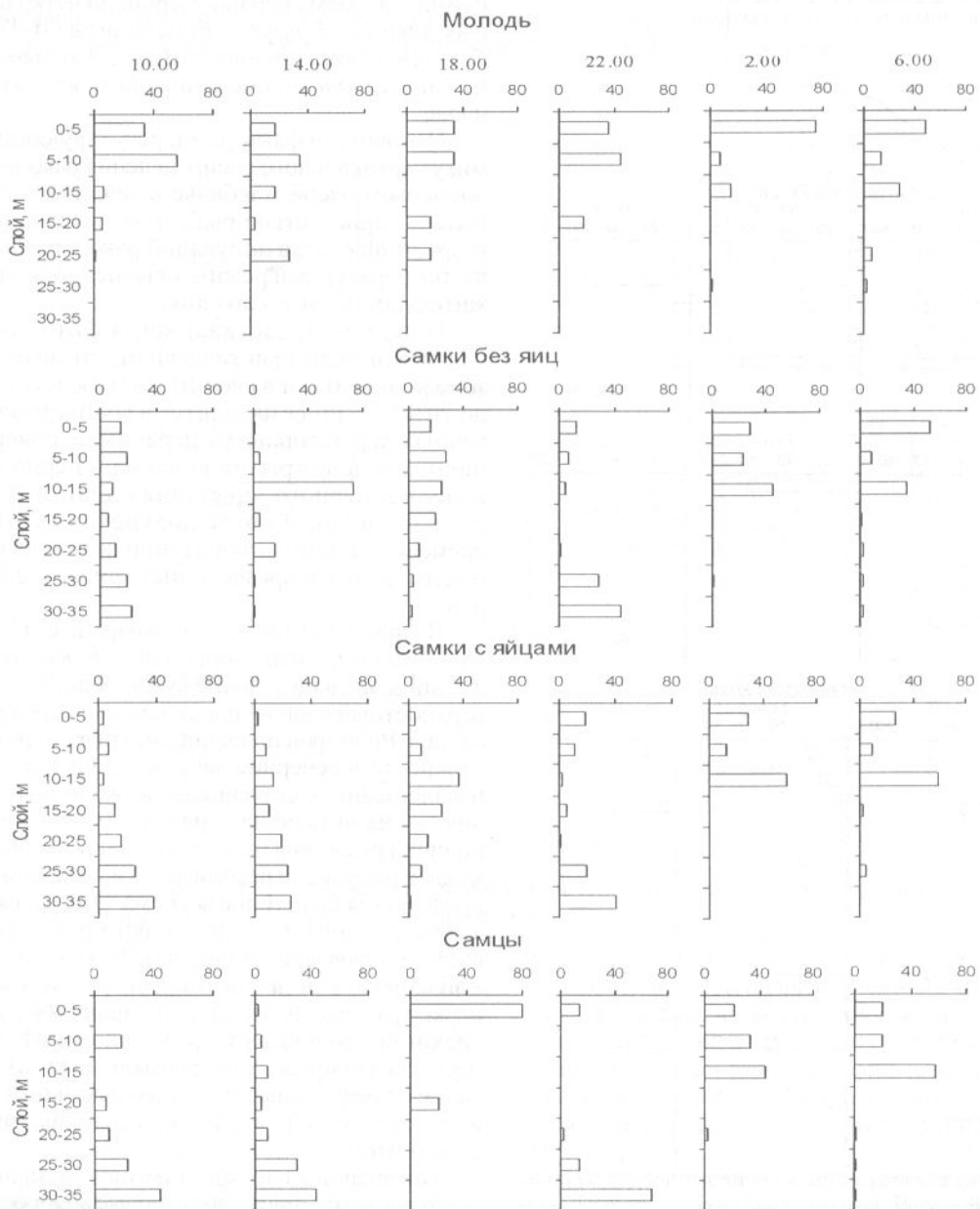


Рис. 5. Вертикальное распределение *D. galeata* в пелагиали оз. Азабачье в течение суток 19–20 сентября 1988 г. По оси абсцисс — относительная численность, %

стать жертвой «зрительных» планктонофагов, у которых в эти часы наиболее высока интенсивность питания (Hall et al., 1979). В светлое время суток старшие особи популяций во избежание контактов с позвоночными хищниками мигрируют в глубокие холодные слои, где концентрация водорослей невысока. При такой стратегии миграционного поведения рачки получают преимущество — снижение выедаемости (Gliwicz, Roman, 1984; Johnsen, Jakobsen, 1987) и расхода энергии (McLaren, 1963). Однако пребывание ракообразных длительное время в гиполимнионе может приводить к снижению скорости их индивидуального роста и рождаемости (Loose, Dawidowicz, 1994).

В 1960-е годы сообщество рыб-планктонофагов в оз. Азабачье состояло из молоди красной и малоротой корюшки (Белоусова, 1972) и, вероятно, не оказывало мощный пресс на популяции ракообразных, так как, по данным Белоусовой, водоем в эти годы располагал большими запасами недоиспользованного кормового зоопланктона. В середине 1970-х годов в бассейне р. Камчатка была отмечена вспышка численности трехиглой колюшки (Лагунов, 1985). В 1980-е годы трехиглая колюшка по встречаемости занимала доминирующее положение среди планктонофагов оз. Азабачье (Бугаев, 1995) и была самым активным хищником (Базаркина, Травина, 1994). Это, вероятно, привело к повышению интенсивности миграций ракообразных. Так в летне-осенние месяцы 1988 г., по сравнению с 1964 г., коэффициенты интенсивности миграций *C. scutifer* в среднем возросли от 20 до 35%, а у *D. galeata* — от 20 до 40%.

Тем не менее во все сезоны 1988 г., как и 1964, у всех популяций ракообразных в течение суток практически отсутствовали четковыраженные ядра и направления миграций, характерные для сообществ рачков более глубоких озер Дальнее и Курильское, расположенных на юге Камчатки (Кожевников, 1968; Носова, 1968).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во все сезоны года ракообразные в течение суток образуют временные скопления на разных глубинах, избегая длительного пребывания в слое температурного скачка, что придает суточным вертикальным миграциям каждой популяции слабовыраженный характер. Наиболее активные мигранты — взрослые особи популяций, что позволяет им существовать в противоречивых условиях, обусловленных потребностями питания, размножения и защиты от позвоночных хищников.

«Сигнальным» фактором, регулирующим сезонные и суточные ритмы миграционного поведения планктонных ракообразных, является освещенность. Интенсивность суточных вертикальных миграций ракообразных в оз. Азабачье зависит от возрастной структуры их популяций, уровня развития кормового фитопланктона и численности нагуливающих в пелагиали озера рыб-планктонофагов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базаркина Л.А., Травина Т.Н. 1994. Воздействие рыб-планктонофагов на популяции пелагических ра-

кообразных в озере Азабачьем // Материалы V Всерос. совещ. «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб» (Москва, 1994). СПб.: ГосНИОРХ. С. 16–17.

Белоусова С.П. 1968. Суточные миграции планктонных ракообразных в оз. Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 169–179.

Белоусова С.П. 1972. Зоопланктон пелагиали озера Азабачьего (Камчатка) и его значение в питании молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ, 19 с.

Белоусова С.П. 1974. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в озере Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 81–92.

Бугаев В.Ф. 1986. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 4. С. 600–609.

Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.

Бугаев В.Ф., Введенская Т.Л., Базаркина Л.А. 1991. Изменения в составе ихтиофауны пелагиали оз. Азабачье (Камчатка) // Тез. докл. раб. совещ. «Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона». (Елизово, 3–8 июня 1991 г.). Петропавловск-Камчатский: АН СССР. С. 93–94.

Виноградов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 320 с.

Грезе Б.С., Карпова К.И. 1941. О планктоне озера Тургояк // Тр. Уральского отд. Гос. НИИ озер. и реч. хоз-ва. Т. 3. С. 175–207.

Киселев И.А. 1956. Методы исследования планктона. Жизнь пресных вод СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. IV. Ч. 1. С. 253–258.

Кожевников Б.П. 1968. К вопросу о суточных вертикальных миграциях зоопланктона оз. Дальнего // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 139–150.

Лагунов И.И. 1985. Вспышка численности колюшки // Вопр. географии Камчатки. Т. 9. С. 17–20.

Мазепова Г.Ф. 1963. Биология пелагического рачка *Cyclops kolensis* Lill. в оз. Байкал // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Т. 1(21). С. 49–134.

Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 272 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Л.: Наука, 240 с.

Носова И.А. 1968. Вертикальное распределение зоопланктона Курильского озера // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 151–167.

- Остроумов А.Г.* 1972. Нерестовый фонд красной и динамика ее численности в бассейне оз. Азабачье по материалам авиаучета и аэросъемки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 135–142.
- Gliwicz Z.M., Rowan W.G.* 1984. Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish // *Limnol. and Oceanogr.* V. 29, N 6, P. 1290–1299.
- Hall D.J., Werner E.E., Gilliam J.F.* 1979. Diel foraging behaviour and prey selection in the golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*) // *J. Fish. Res. Board. Canada.* V. 36, N 9. P. 1029–1039.
- Halvorsen G., Elgmork K.* 1976. Vertical distribution and seasonal cycle of *Cyclops scutifer* Sars (Crustacea, Copepoda) in two oligotrophic lakes in southern Norway // *Norw. J. Zool.* V. 24. P. 143–160.
- Herbst H.V.* 1955. Untersuchungen zur quaitativen Verteilung des zooplanktons in Grossen Ploner See // *Arch. Hydrobiol.* Bd. 50, N 2. S. 234–290.
- Johnsen G., Jakobsen P.* 1987. The effect of food limitation on vertical migration in *Daphia longispina* // *Limnol. And Oceanogr.* V. 32, N 4. P. 873–880.
- Loose C.J., Dawidowicz P.* 1994. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance // *Ecology.* V. 75, N 8. P. 2255–2263.
- McLaren I.A.* 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration // *J. Fish. Res. Board. Canada.* V. 20, N 3. P. 685–727.
- Neill W.E.* 1990. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation // *Nature.* V. 345. P. 524–526.
- Southern R., Gardiner A.C.* 1932. Repots from the limnological laboratory. II The diurnal migrations of the Crustacea of the plankton in Lough Derg // *Pros. Roy. Irish Acad.* V. 40, N 11. P. 121–159.