ТОМ XXXVI | Труды Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) | 1958

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ

Канд. биол. наук С. Г. ЗУССЕР

В последние годы промышленное рыболовство обогатилось современной гидроакустической аппаратурой, фиксирующей не только горизонт распределения рыб, но и характер их вертикальных миграций.

При помощи гидроакустической аппаратуры собраны интересные данные о вертикальных миграциях рыб в Каспийском, Балтийском, Баренцевом и Черном морях, в водах Северной Атлантики и морях Дальнего Востока. Большие исследования с помощью эхолота проводятся в зарубежных странах. Не имея возможности привести в этой статье все исследования о вертикальных миграциях рыб, мы кратко остановимся лишь на тех основных наблюдениях с помощью эхолота, которые, как нам кажется, имеют наибольший интерес.

Суточные вертикальные миграции рыб — явление общеизвестное, однако причины его неясны и у исследователей нет об этом явлении единого мнения.

Мы приводим результаты исследований суточных вертикальных миграций пелагических рыб и излагаем свои соображения, являющиеся развитием основных положений, высказанных нами ранее [12].

Изучение суточного вертикального распределения промысловых морских рыб является неотложной задачей, так как незнание характера и причин вертикальных миграций рыб в толще воды приводит часто к неправильным заключениям о промысловых возможностях в районе. Особенное значение приобретают эти исследования в связи с развитием активного лова и применением разноглубинного трала.

Вертикальные миграции зависят как от физиологического состояния рыб, в частности от половозрелости, упитанности, так и от окружающей среды (состояния моря, ветров, течений, температуры воды), от распределения пищи и хищников, времени суток и сезона года. Разобраться во всем этом многообразии явлений возможно только при установлении основных, решающих факторов, влияющих на вертикальные миграции рыб. Исходя из этого, мы решили на первом этапе наших исследований изучить суточные вертикальные миграции рыб лишь в период питания. исключив период нереста, при котором поведение рыб носит специфический характер.

Приспособительное значение суточных вертикальных миграций для вида чрезвычайно велико. Дважды в сутки (вечером и утром) рыба меняет условия, переходит на новые кормовые пастбища, в места, где в это время суток сконцентрировано наибольшее количество пищевых организмов. При этом она не удаляется из района локализации, что является особенно важным приспособлением во время зимовки (например, в Черном море для хамсы) при концентрации ее в ограниченных участках моря.

Суточные вертикальные миграции анчоусовидной кильки в Каспии [32] наблюдаются во все сезоны года. Летом до начала нереста взрос-

лая килька держится в темное время суток в верхних слоях воды на глубине от 15 до 30 *м* в виде плотного скопления, а молодь—на глубине от 5 до 10—20 *м*. С восходом солнца поведение кильки резко меняется: ночное скопление распадается на отдельные обособленные косяки разной величины. Молодь остается в верхних горизонтах до 10—30 *м*, а взрослая спускается на глубины до 80—100 *м*. Во время захода солнца, при наступлении сумерок, косяки кильки подтягиваются снова к верхним слоям воды, сосредоточиваясь в слое температурного скачка и выше его. Во второй половине зимы протяженность вертикальных миграций анчоусовидной кильки сильно снижается: днем килька опускается на глубины 80—120 *м*, а ночью поднимается лишь на 10—25 *м* выше. Во время шторма она в массе уходит из мелководных районов с глубинами 16—40 *м*, даже 50 *м*, в глубоководные районы с глубинами 60 *м* и более и опускается в нижние слои воды.

В районах Северной Атлантики сельдь совершает суточные вертикальные миграции только осенью, при смене дня и ночи, а в период полярного дня и полярной ночи вертикальных миграций у нее не наблюдается. Чем глубже располагается слой температурного скачка, тем толще слой воды, в котором находятся косяки сельди. Летом, там где слой температурного скачка находится на глубине 20—30 *м*, сельди держатся в этих горизонтах. Осенью слой температурного скачка опускается на большие глубины, а зимой в некоторых районах совершенно исчезает. В эти сезоны сельди спускаются на большую глубину [35].

Сахалинская сельдь днем держится на глубине 30—70 *м* (в ряде случаев глубже), а к вечеру поднимается в верхние слои до глубины 25—10 *м* [9]. Личинки сахалинской сельди встречаются у поверхности в 8 час. утра и в 8 час. вечера.

Салака в Рижском заливе совершает вертикальные миграции, опускаясь утром в нижние, а вечером поднимаясь в верхние слои воды [29].

В озере Байкал омуль в темное время суток обычно держится ближе к поверхности, чем днем. Зимой омуль опускается в придонные слои воды и вертикальных миграций не совершает. В это время года поверхность озера Байкал покрыта толстым слоем льда и снега, не пропускающих свет в толщу воды [22].

Чехонь, шемая и вобла Аральского моря поднимаются ночью к поверхности за бокоплавами и личинками хирономид, а днем опускаются на дно [37].

Шпрот [2] и хамса в Черном море совершают суточные вертикальные миграции, вечером поднимаясь в поверхностные, а утром опускаясь в нижние слои воды.

Баллс [58] пишет, что днем атлантическую сельдь ловят донным тралом над глубинами 140 *м*, а ночью—дрифтерными сетями в поверхностных слоях воды. Он считает, что днем сельдь «расстилается» по дну, плотно к нему прилегая, и поэтому не фиксируется эхолотом. С наступлением вечера она поднимается компактными группами и в темноте распределяется у поверхности или недалеко от нее. В пасмурную погоду сельдь поднимается вверх раньше, чем в ясную.

Лукас [69] миграции мелкой сельди ночью к поверхности моря объясняет миграциями планктона.

Ричардсон [72] наблюдал с помощью эхолота вертикальные миграции шпрота в районе Иоркшира. Шпрот поднимался ежесуточно в поверхностные слои воды за 1 час. 10 мин. до захода солнца.

Тестер [76], пользуясь учетом ежедневных уловов рыболовецких судов, установил, что тихоокеанская сельдь вылавливается в районе близ о-ва Ванкувер в наибольшем количестве дважды в сутки: после наступления сумерок вечером и перед утренним рассветом.

Джонсон [61] наблюдал поведение сельди в ставном орудии лова в различное время суток и пришел к выводу, что ночью, при слабом

освещении, сельдь всех размеров держится у поверхности, при свете сумерок или рассвета она держится на незначительной глубине, не более чем на 0,3 *м* от поверхности, а когда солнце поднимается над горизонтом, сельдь уходит на большую глубину.

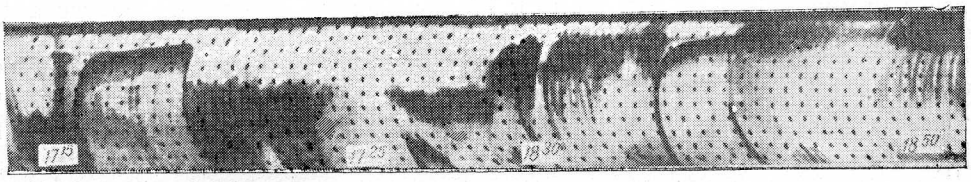

Рис. 1. Вертикальные миграции хамсы в районе Анакрии в вечернее время 3/III 1953 г. (эхограмма).

Кроме приведенных, имеется еще много указаний в отечественной и зарубежной литературе о суточных вертикальных миграциях рыб.

Вертикальные миграции черноморской хамсы наиболее отчетливо выражены зимой и ранней весной, когда она собирается в большие скопления в ограниченных участках моря. Наблюдения с помощью гидроакустических приборов за вертикальными перемещениями хамсы проводились сотрудниками ВНИРО и Азчерниро зимой 1952, 1953 и 1954 гг.

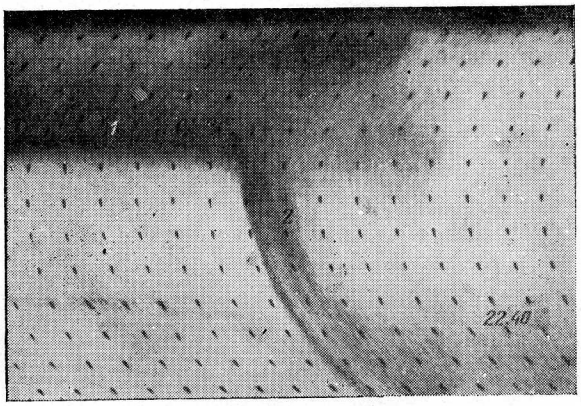

Рис. 2. Скопление хамсы у свала и на мелководье в районе Анакрии в ночное время 3/III 1953 г. (эхограмма):

1—скопление хамсы на мелководье; *2*—скопление хамсы на свале.

Мы наблюдали суточные вертикальные миграции хамсы в марте 1953 г. в районе Анакрии и с января по март 1954 г. у берегов Крыма.

На расстоянии 1 мили от берега расположена Анакрийская «яма», которая представляет собой углубление дна с резко падающими глубинами, от 17 до 100 *м* и более. В течение 2 месяцев (февраль и март) здесь было сосредоточено до 70 промысловых сейнеров, оборудованных кошельковыми неводами, выловившими свыше 70 000 *ц* хамсы.

В марте на Анакрийской «яме» наблюдалась гомотермия, сконцентрированная в этом районе хамса держалась в виде довольно плотного скопления на ограниченном участке площадью в 1 кв. милю. Днем хамса держалась над большими глубинами в слое от 35 до 65—80 *м*, а с 17 час. поднималась к поверхности и располагалась в слое от 0 до 35 *м* на свале или вблизи него (рис. 1).

На мелководье, куда выходила хамса ночью, она распределялась в толще воды, где ее успешно облавливали кошельковыми неводами (рис. 2). С наступлением рассвета скопление хамсы на мелководье (до 20—25 *м* глубины), до этого казавшееся на эхограмме сплошным, как бы делилось на отдельные мелкие скопления, а те, в свою очередь, рассыпались на косяки и затем рассредоточивались (рис. 3). Возможно, эти косяки присоединялись к общему скоплению хамсы, уходящей на рассвете вглубь, либо мигрировали в другой район. Реже хамса оставалась днем на мелководье и держалась у самого дна очень плотным скоп-

лением (рис. 4). Такое же явление утреннего распада скопления хамсы на более мелкие скопления, а затем и на косяки мы наблюдали неоднократно в марте 1954 г. у южного побережья Крыма, в районе Балаклавы.

В 1954 г. у берегов Крыма хамса начинала подниматься с наступлением сумерок (в 16—18 час). и опускаться с началом рассвета (в

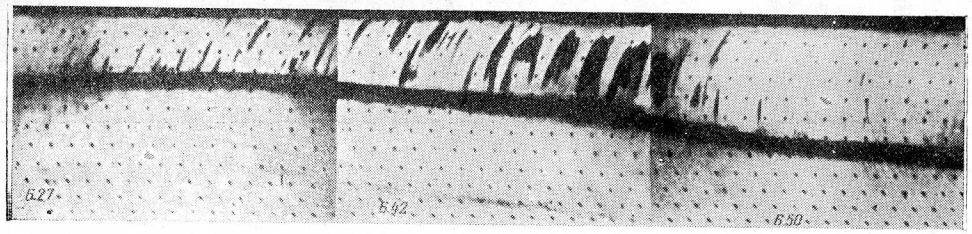

Рис. 3. Утренний распад скоплений хамсы на мелководье в районе Анакрии 4/III 1953 г. (эхограмма).

6—7 час.). Изредка наблюдались отдельные косяки хамсы, держащиеся днем в поверхностных слоях, а ночью на глуби; но это были единичные случаи, не характерные для общего поведения хамсы зимой. На рис. 5 изображено суточное распределение хамсы в январе, феврале и в марте у берегов Крыма (по записям эхолота). Многие из этих косяков были обловлены разноглубинным тралом.

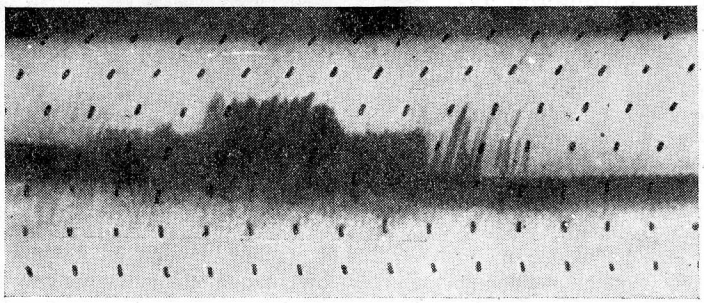

Рис. 4. Скопление хамсы на мелководье в районе Анакрии днем 6/III 1953 г. (эхограмма).

В марте на Анакрийской «яме» хамса начинала подъем с 17 час. и заканчивала его к 18 час. В начале и конце подъема она двигалась со скоростью 5 *м/мин*; в остальное время скорость подъема не превышала 0,4 *м/мин* (см. рис. 1). Опускаться хамса начинала в 5 час. утра (рис. 6) со скоростью около 1 *м/мин*; далее скорость опускания уменьшалась примерно до 0,3 *м/мин*. Эти наблюдения были проведены при относительно штилевой и безоблачной погоде (ветер северо-восточный 4 балла). Следовательно, процесс подъема и опускания хамсы протекал наиболее стремительно в начале и конце движения ее.

Суточные вертикальные миграции хамса совершает в течение всей зимы. Это наблюдалось даже в исключительно холодную зиму 1953/54 г. В январе, феврале и марте 1952 г. и в январе 1953 г. хамса также регулярно совершала подобные миграции [3, 51].

В некоторые очень теплые зимы хамса не образует промысловых скоплений, и косяки ее держатся рассеянно, что наблюдалось, например, зимой 1954/55 г. Вследствие этого суточные вертикальные миграции ее в январе и феврале не могли быть прослежены.

По сообщению Н. Ф. Тараненко, зимой 1954 г. у берегов Крыма, несмотря на исключительно суровые условия, хамса питалась всю зиму. Средний индекс наполнения желудка составлял в феврале 1,15—34,3 и в марте 0,7—132,9. По Л. А. Чаяновой [52], в период откорма хамсы осенью 1949 г. у берегов Крыма средний индекс наполнения желудка был 20—60.

Как видим, хамса и зимой совершала ежесуточно вертикальные миграции и питалась.

Миграции хамсы в горизонтальном направлении вдоль побережья в поисках пищи зимой были незначительны, однако хамса активно питалась во время своих вертикальных перемещений.

На рис. 7 представлено дневное распределение хамсы в толще воды в январе, феврале и марте 1954 г. на основании результатов совместных наблюдений С. Г. Зуссер и Н. Ф. Тараненко. Рисунок составлен по записям эхолота с последующим обловом многих из обнаруженных косяков тралом.

Как видно из рисунка, в феврале хамса днем держалась глубже, чем в марте и в январе, причем в марте ближе к поверхности, чем в предыдущие 2 месяца. В этом районе с января по март в слое от 0 до 100 *м* наблюдалась гомотермия.

Характерно, что с увеличением глубины места хамса держится глубже. Особенно хорошо это заметно в феврале. По-видимому, хамса днем придерживается глубинных слоев воды, что следует учитывать при разведке ее в феврале в светлое время суток. Чем больше глубина участка, тем на бо́льших глубинах следует искать хамсу, и для облова применять либо высокостенные кошельковые невода, либо сконструировать затопляющийся кошельковый невод.

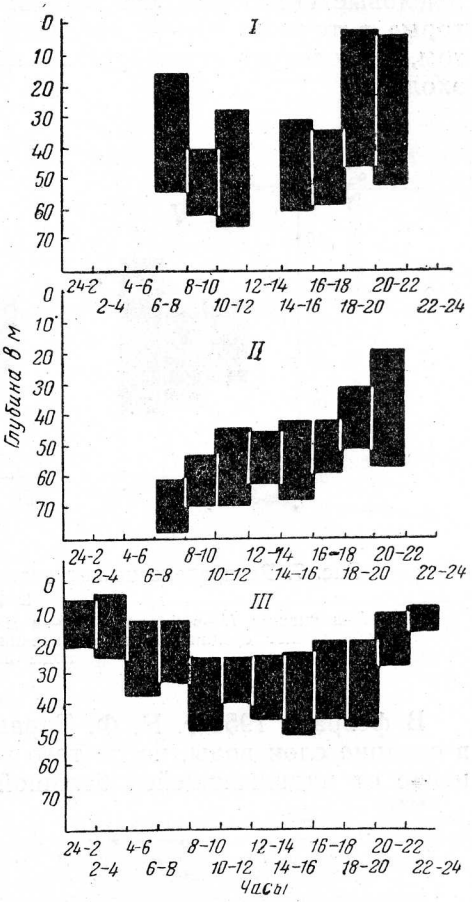

Рис. 5. Распределение косяков хамсы у м. Айя в толще воды в 1954 г. в разное время суток:

I—в январе; *II*—в феврале; *III*—в марте. Верхняя и нижняя линии столбиков обозначают средние за месяц границы распределения косяков в толще воды по часам.

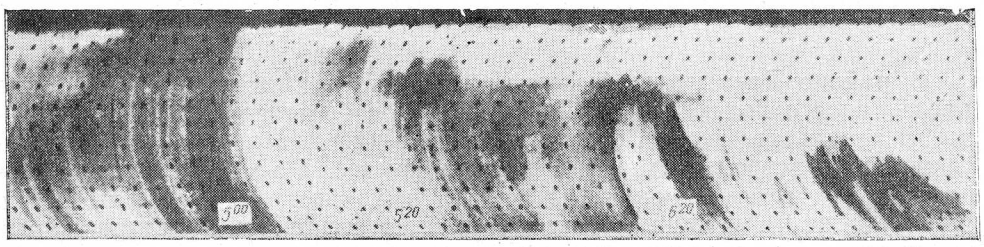

Рис. 6. Вертикальные миграции хамсы в районе Анакрии утром 4/III 1954 г. (эхограмма).

Днем на эхограмме в толще воды часто наблюдались едва заметные слабые записи одного-двух косяков. Это являлось показателем наличия в этом месте рыбы. Мы останавливались здесь до вечера и обнаруживали с темнотой в поверхностных слоях воды настолько большие промысловые скопления, что вызывали бригады и разведочные суда, которые в течение 10—12 час. успешно облавливали рыбу. Таким образом, не следует пренебрегать незначительными дневными записями эхолота.

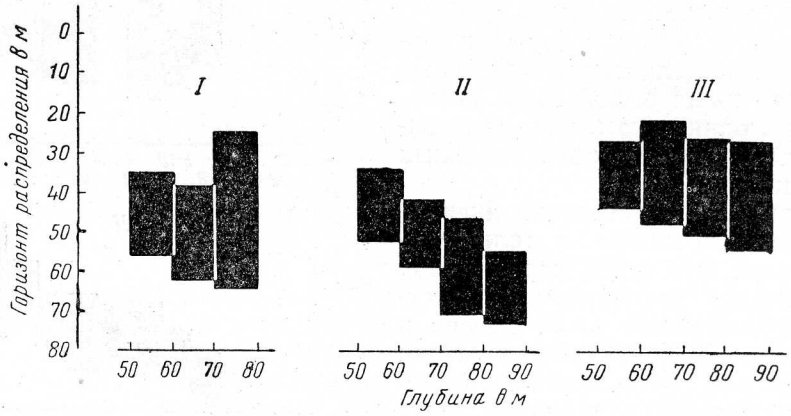

Рис. 7. Распределение косяков хамсы в толще воды днем у м. Айя в 1954 г.:

I—в январе; *II*—в феврале; *III*—в марте. Верхняя и нижняя линии столбиков обозначают средние за месяц верхние и нижние кромки косяков в толще воды по глубинам.

В феврале 1954 г. Н. Ф. Тараненко наблюдала подъем хамсы днем в средние слои воды, после того как внезапно наступило резкое потемнение от надвигающейся большой снежной тучи. (рис. 8).

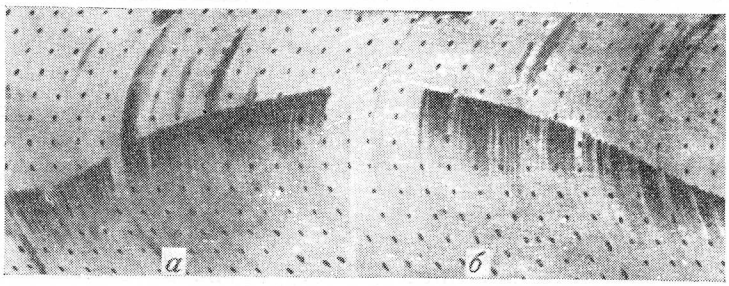

Рис. 8. Поведение хамсы при ясной и пасмурной погоде (эхограмма):

а — при ясной погоде; *б* — при пасмурной погоде.

В районе Балаклавы 4 февраля 1954 г. при шторме 7—8 баллов наблюдался отход хамсы на 1—1,5 мили от берега, на бо́льшие глубины. В результате этого 7 февраля после 6-дневного шторма мелкие косяки хамсы встречались значительно мористее. По-видимому, при волнении моря, охватывающем на малых глубинах и придонные слои, рыба уходит на глубокие места и держится в нижних, более спокойных слоях воды. Как известно, в открытом море при ветровом волнении слои воды на 50—60-метровой глубине не охватываются волнением и остаются почти неподвижными.

Очень интересные наблюдения были проведены Я. К. Гололобовым[1] 11 февраля 1951 г. на Батумской «яме» и 7 февраля 1951 г. на Потийской «яме» (табл. 1 и 2, ст. *А* и *Б* на рис. 9). При скоплении хамсы на этих «ямах» здесь были взяты пробы воды с разных горизонтов и определены pH, содержание кислорода, аммиака и окисляемость. Наличие хамсы обнаруживалось ловом на крючок (самоловной удочкой).

При прохождении самоловной удочки через толщу скопления хамсы на глубине 60—70 *м* вылавливали всегда 3—5 экземпляров хамсы, захваченных крючками за различные части тела.

Одновременно мористее Батумской «ямы» 11 февраля 1951 г. (табл. 1 и 2, ст. *В* на рис. 9) вне скопления хамсы были также взяты пробы воды для аналогичного анализа. Пробы брали днем, от 13 до 17 час.

Как видим, на «ямах» на глубине 60—75 *м* в горизонте плотного скопления рыб наблюдаются довольно резкие изменения содержания кислорода (уменьшение на 25—30%), понижается величина pH, увеличивается окисляемость и содержание аммиака.

Естественно, уход рыбы в верхние слои воды в какой-то мере мог определяться отмеченными изменениями условий существования.

Как видно из табл. 1 и 2, достаточно было хамсе подняться на несколько метров вверх, чтобы быстро и эффективно изменить условия существования.

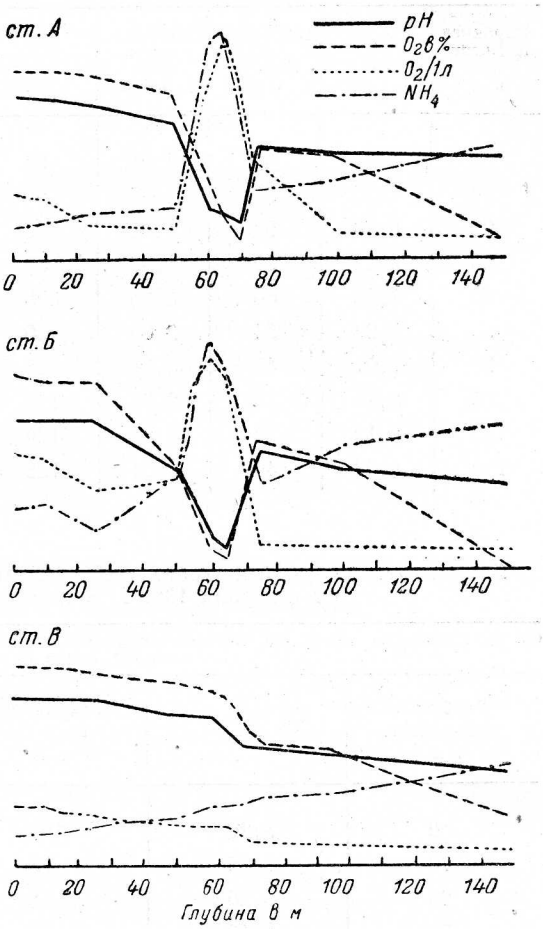

Рис. 9. Данные гидрохимических исследований в районе скопления хамсы и вне этого скопления (11/II 1951 г.):

ст. А—в районе скопления хамсы в Батумской «яме»; *ст. Б*—в районе скопления хамсы в Анакрийской «яме»; *ст. В*—в районе отсутствия хамсы мористее Батумской «ямы».

Весной 1954 г. у берегов Крыма поведение хамсы резко изменилось. С 3 марта она начала активнее передвигаться в более открытые районы моря и собираться к подводному электрическому свету. В это время не наблюдалось каких-либо заметных изменений в гидрологическом режиме, в частности температура воды оставалась низкой (в пределах 6,5°). Была гомотермия. По наблюдениям Н. Ф. Тараненко, в январе и до половины февраля половые продукты хамсы находились на II стадии зрелости; со второй половины февраля и в марте появилось большое количество рыб со стадией зрелости половых продуктов II—III, и III; гонады были значительно увеличены, а содержание жира в полости тела рыбы понизилось.

---

[1] Данные своих наблюдений Я. К. Гололобов любезно предоставил нам для опубликования.

Таблица 1

Результаты гидрохимических наблюдений в Черном море в районе Батуми 11 февраля 1951 г. в период залегания хамсы

Ст. *А*. Батумская „яма" (на глубине скопления хамсы). Глубина более 200 *м*, температура воды 7°, ветер 1—2 балла, волнение 1 балл, время 15 час. 20 мин.					Ст. *Б*. Мористее Батумской „ямы" (скоплений хамсы нет). Глубина более 200 *м*. температура воды 7,2°, время 17 час. 50 м.			
Глубина наблюдений в *м*	pH	Насыщение воды O_2 в %	Окисляемость воды в *мг*O_2/*л*	NH_4 в *мг*/*м*³	pH	Насыщение воды O_2 в %	Окисляемость воды в *мг*O_2/*л*	NH_4 в *мг*/*м*³
0	8,31	99	1,61	50	8,30	100	1,46	46
10	8,30	99	1,42	56	8,30	100	1,46	46
25	8,28	97	1,12	68	8,30	98	1,24	53
50	8,22	91	1,06	80	8,26	95	1,13	71
60	7,96	66	3,05	325	8,26	93	1,10	83
65	7,91	54	3,80	350	8,20	90	1,10	92
70	7,91	47	3,16	265	8,17	82	0,92	97
75	8,15	75	2,01	110	8,16	77	9,86	105
100	8,12	72	0,82	120	8,14	74	0,64	117
150	8,08	46	0,64	168	8,10	56	0,51	152

Таблица 2

Результаты гидрохимических наблюдений в Черном море в районе Поти 7 февраля 1952 г. в период залегания хамсы

Ст. *В*. Потийская „яма" (на глубине скопления хамсы). Глубина более 200 *м*, штиль, температура воды 10°, время 13 час. 00 мин.				
Глубина наблюдения в *м*	pH	Насыщенность воды O_2 в %	Окисляемость в *мг*O_2/*л*	NH_4 в *мг*/*м*³
0	8,26	100	2,26	88
10	8,26	98	2,15	100
25	8,26	98	1,54	60
50	8,10	72	1,90	145
55	8,03	57	3,25	270
60	7,90	46	3,70	345
65	7,86	43	3,46	300
75	8,16	78	0,84	125
100	8,10	72	0,81	180
150	8,06	37	0,55	215

Изменение весеннего поведения каспийского пузанка наблюдала 29 марта 1954 г. Н. И. Чугунова в начале его весенней миграции к северу. Никаких заметных изменений гидрологического режима Каспия в этот период также не произошло, однако скопления каспийского пузанка начали передвижение с глубинных в более поверхностные слои воды.

Такое изменение в поведении рыб в преднерестовый период является проявлением полового инстинкта. В это время устанавливаются другие связи рыбы с внешней средой и реакция их на свет иная. У многих видов рыб в этот период меняется характер суточных вертикальных

миграций, они часто днем поднимаются в поверхностные слои воды. Это наблюдали Ю. Ю. Марти [33] у сельдей в Норвежском море, Пеко [71], а также Баллс у сельди в районе банки Викинг, С. М. Кагановская [14] у минтая в заливе Петра Великого и другие.

Б. П. Мантейфель [33] высказывает предположение, что в период созревания половых продуктов рыбе нужен солнечный свет, и поэтому она днем поднимается в поверхностные слои воды. Это вполне вероятно. Вопросу о влиянии света на половую деятельность животных посвящено много работ. Л. А. Чудновский приводит объяснение механизма этого влияния [56].

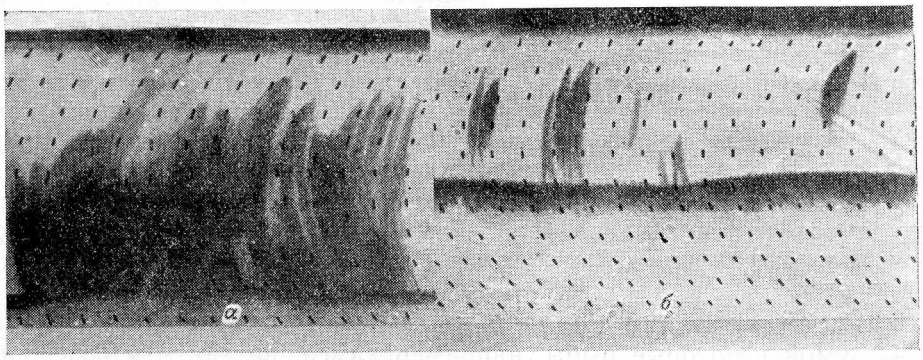

Рис. 10. Распад скопления хамсы на отдельные косяки после шторма в январе 1952 г., по Н. Е. Аслановой (эхограмма):
а—скопление хамсы до шторма; *б* — косяки хамсы после шторма.

Поскольку суточные вертикальные миграции в преднерестовый и нерестовый периоды носят другой характер и в основе заложены иные причины поведения рыб, мы, как уже говорилось выше, этот период пока не затрагиваем.

Итак, все перечисленные пелагические планктоноядные рыбы совершают суточные вертикальные миграции, передвигаясь мелкими косяками.

Скопления анчоусовидной кильки перед опусканием в нижние слои воды и перед возвращением в верхние горизонты распадались на мелкие косяки и вертикальные миграции совершали такими косяками. Каспийские и атлантические сельди совершают вертикальные миграции тоже мелкими косяками. Н. Е. Асланова [3] неоднократно наблюдала, как при передвижении или во время шторма скопления хамсы и ставриды рассыпались на отдельные составные косяки (рис. 10). Это же наблюдал А. Н. Голенченко с самолета. Мы также часто наблюдали явление утреннего распада скоплений хамсы на мелкие косяки.

Следовательно, скопления пелагических рыб при движении (суточные вертикальные перемещения, передвижения, связанные со штормом, переход из одного района в другой) распадаются на отдельные косяки. Наблюдения И. И. Месяцева [34] и наши [11] в Каспийском, Баренцевом морях и в дельте Волги показали, что скопления рыб состоят из отдельных косяков. В скоплениях хамсы и каспийской кильки эти косяки, по-видимому, иногда бывают настолько сближены, что записываются на эхограмме в виде сплошной темной полосы (см. рис. 1). У перечисленных пелагических рыб характерно обособление молоди от взрослых, что обусловливает часто двуслойность их распределения.

Наблюдения с помощью эхолота и облов косяков разноглубинным тралом вносят много нового в существовавшие до сих пор представления о вертикальном распределении рыбы. По-видимому, в ближайшее

время придется пересмотреть наш взгляд на деление рыб по образу жизни на донных и пелагических. Как показали наблюдения с помощью эхолота, такие донные рыбы, как треска и пикша, в Баренцевом море совершают суточные вертикальные миграции весной и осенью, ночью поднимаясь в верхние слои воды, а утром опускаясь вниз [23].

Таким образом, вертикальные суточные миграции пелагических рыб имеют следующие особенности.

1. Они протекают регулярно в течение длительного периода. С сумерками планктоноядные рыбы поднимаются в поверхностные слои воды и с рассветом опускаются вниз. В случаях внезапного затемнения днем от надвинувшихся туч также наблюдается подъем рыб в верхние слои воды.

В полярных условиях, при отсутствии смены темного и светлого времени суток, суточных вертикальных миграций у сельдей не наблюдается. Как известно по литературным данным, на Байкале зимой, когда поверхность водоема закрыта толстым слоем льда и снега, не пропускающим свет, рыбы также не совершают вертикальных миграций.

2. Протяженность суточных вертикальных миграций в известной степени определяется температурой. Ниже определенного температурного слоя килька, салака, атлантическая сельдь и многие другие рыбы не опускаются.

3. Зимой днем рыбы уходят на большие глубины.

4. Зимой некоторые рыбы, например хамса, питаются и совершают вертикальные миграции, однако менее активно, чем весной мигрируют вдоль побережья.

5. Зимой в местах очень плотного скопления рыб (на «ямах») наблюдается днем усиленное поглощение рыбой кислорода и аммиака. В открытых районах моря этого не наблюдалось.

6. Рыбы совершают суточные вертикальные миграции мелкими косяками; при шторме скопления также распадаются на мелкие косяки.

7. При шторме рыба перемещается на большие глубины, если она находится в верхних слоях, и держится в приглубых местах.

8. Весной поведение рыбы резко меняется, развиваются половые продукты, она усиленнее питается, активнее передвигается в горизонтальном направлении, уходя с мест зимовки. В преднерестовый период устанавливаются другие связи рыбы с внешней средой и иная ее реакция на свет.

О причинах суточных вертикальных миграций рыб высказано много предположений. В каждой работе, где разбираются суточные вертикальные миграции рыб, делаются попытки найти объяснение этому явлению.

Для удобства изложения мы сгруппируем по сходству основные из высказанных гипотез: Г. В. Никольский [37], А. П. Сушкина [47], М. М. Кожов [22], Н. И. Чохури [54], В. Г. Богоров [5], Н. Е. Асланова [2], А. Шеринг [73], М. Лебур [68], Н. И. Кашкин [17] и другие считают, что суточные вертикальные миграции пелагических рыб вызываются миграциями планктона и указывают на связь между перемещениями планктона и рыбы.

А. Н. Кагановский [13], Пеко, Р. Баллс, П. Лясслебен [67], У. Шмидт [75], В. Джонсон [61] и другие полагают, что рыба мигрируют днем в нижние слои воды, уходя от света.

Б. П. Мантейфель [33] рассматривает ежедневный уход рыб в нижние слои воды после ночного откорма как закрепившееся приспособление — защиту от пернатых и других хищников, потребляющих обычно рыбу в светлое время суток. Вечером рыба поднимается в верхние слои воды для питания.

А. К. Токарев [49] считает, что пернатые хищники и дельфины вынуждают рыбу (например, хамсу) опускаться в нижние слои воды, хотя и там они преследуются хищными донными рыбами — акулой, камбалой, белугой. При ослаблении воздействия хищников косяки зимующей хамсы поднимаются в верхние слои воды, более богатые кислородом.

Как указывает Б. П. Мантейфель, при изучении поведения кильки в Каспийском море в связи с ее питанием, Л. А. Чаянова высказала предположение, что причина подъема кильки в темное время в верхние горизонты воды связана с условиями переваривания пищи. В верхних слоях, в условиях более высокого прогрева воды, процесс переваривания пищи идет быстрее. Наполнение желудка рыбы, по мнению Л. А. Чаяновой, вызывает следующий этап поведения—подъем ее в верхние слои воды.

Как видим, о причинах вертикальных миграций рыб высказано много гипотез, но вопрос этот до настоящего времени не разрешен.

Указания А. Н. Кагановского, Пеко, Ж. Ричардсона, П. Лясслебена, В. Джонсона, У. Шмидта и других на связь миграций рыб и света не вскрывают сущности этого явления.

Уменьшение насыщения воды кислородом и снижение pH, повышение окисляемости и содержания аммиака в местах скопления хамсы безусловно влияют на уход рыбы из этих горизонтов, но это явно выражено только в местах плотной концентрации рыб на «ямах», и вряд ли этот уход протекает ритмично, в определенные часы суток. Кроме того, для изменения условий существования рыбе достаточно было бы подняться выше на 10—20 *м*, а не на 60—70 *м*, т. е. до поверхностных слоев, что ясно видно из приведенных табл. 1 и 2 и рис. 9.

Предположение Л. А. Чаяновой о том, что рыба поднимается в поверхностные, более теплые слои воды для лучшего переваривания пищи, едва ли можно считать основной причиной. У каспийских килек, например, вылавливаемых вечером в поверхностных слоях воды у подводного источника света конусной сетью и рыбонасосом, очень часто желудки бывают пустыми или с сильно переваренной пищей. Следовательно, в поверхностные слои воды поднимается не только сытая килька. В Черном море зимой поверхностные слои воды не являются более прогретыми, однако хамса ежесуточно поднимается в эти слои.

При исследовании суточных вертикальных миграций пелагических рыб выявляются близкие зависимости в миграциях рыб и планктона. Поэтому остановимся кратко на вертикальных миграциях планктона.

Суточные вертикальные миграции планктона наблюдаются во всех морях. Как указывает В. Г. Богоров [5], в Каспийском море вечером и ночью в поверхностном слое сосредоточивается более 90% всей биомассы планктона, а днем — менее 10%. Наоборот, днем исключительно богатыми планктоном становятся глубинные слои воды. По данным этого автора, Euritemora grimmi при подъеме в верхние слои воды проходит за 2 часа в среднем 20 *м*. С той же скоростью она опускается и вниз. Тот факт, что скорости поднятия и опускания планктона почти равны, свидетельствует, по мнению В. Г. Богорова, об активной вертикальной миграции этих животных.

Мы не имеем возможности перечислить в этой статье все существующие гипотезы о причинах суточных вертикальных миграций планктона; приведем лишь наиболее характерные.

В. Г. Богоров большое значение придает свету в явлении суточных вертикальных миграций зоопланктона, считая, что дневная интенсивность света в поверхностных слоях воды действует отрицательно на животных и они уходят на глубины, причем животные разных видов и стадий развития уходят на разные глубины, в зоны различной силы освещения.

В полярных морях летом, в условиях круглосуточного освещения, многие виды планктона не совершают обычных вертикальных миграций, а осенью, при смене дня и ночи, те же самые виды совершают суточные миграции, вечером скапливаясь в верхних горизонтах, а днем в нижних.

На аналогичное явление указывает А. А. Захваткин [10] для Байкала. Зимой при ледовом покрове и толстом слое снега интенсивность освещения в Байкале невелика и суточных вертикальных миграций планктона не наблюдается, а летом эти миграции ясно выражены.

М. Е. Виноградов [8] также считает свет одним из основных факторов, заставляющих планктон опускаться вниз. По его предположению, виды, находящиеся в период икрометания длительное время в ярко освещенных поверхностных слоях воды, вырабатывают защитный пигмент. В качестве примера автор приводит красного калянуса в Баренцевом море.

Т. С. Петипа, наблюдая вертикальные миграции планктона днем при солнечном затмении, приходит к выводу, что суточные вертикальные миграции зоопланктона выработались в процессе эволюции под влиянием суточных изменений освещенности.

С. Н. Скадовский [46] приходит к выводу, что усиление или ослабление окислительных либо восстановительных процессов в организме дафний сопровождается соответствующим изменением реакции их на свет.

Следовательно, многие авторы полагают, что основные скопления пищевых организмов планктона сосредоточиваются в поверхностных слоях воды и только губительное действие дневного света лишает животных возможности проводить здесь круглые сутки. Но здесь В. Г. Богоров [5] справедливо ставит вопрос: «Почему же ночью начинается отход вниз, когда еще никаких видимых отрицательных условий (солнце за горизонтом) нет?». По этому вопросу он высказывает два предположения: 1) поднявшиеся вверх организмы уже достаточно сыты, и для них нет больше стимула для нахождения в этих слоях; 2) в процессе эволюции выработался инстинкт уходить из поверхностного слоя задолго до поднятия солнца, чтобы избежать очень быстрого увеличения интенсивности света с рассветом.

Харди и Гюнтер [64] по поводу причин вертикальных миграций планктона высказывают три предположения: 1) поднимаясь для питания фитопланктоном в поверхностные слои воды, животные попадают в среду, более щелочную и более богатую кислородом; уход утром из этой среды связан в какой-то степени либо с отрицательным действием дневного света, либо с действием различных химических условий окружающей среды; 2) темные нижние слои служат защитой от хищников; 3) опускание планктона в нижние слои воды происходит по мере его накормленности.

М. М. Кожов [22], И. И. Николаев [36] и Б. П. Мантейфель [33] миграции планктона в поверхностные слои воды оценивают как пищевые, а уход планктона на рассвете в нижние слои воды понимают как защитное приспособление от хищников, выработанное в процессе эволюции. М. М. Кожов пишет: «У этих животных выработался инстинкт избегать света, что и спасает их от полного истребления. И. И. Николаев уход планктона в нижние слои воды расценивает как «принципиально вынужденное явление». И так как оно совершается ежесуточно с большой затратой энергии, то может быть объяснено, по мнению автора, «только как специфическое биологическое приспособление», т. е. спасение от хищников.

М. М. Кожов указывает, что далеко не все особи рачка Macrochectopus поднимаются каждую ночь в поверхностные слои воды. Более сы-

тые из них не испытывают импульса подниматься вверх и остаются на глубинах по крайней мере до следующей ночи.

А. П. Кусморская [26], исследуя распределение по горизонтам возрастных групп калянуса, пришла к заключению, что не все особи на V стадии развития поднимаются вечером в поверхностные слои воды, а только около 50% их. Она также объясняет это накормленностью рачков. Половозрелые самки ежедневно совершают вертикальные миграции. По предположению автора, это вызвано тем, что в период размножения требуется затрачивать энергии и пищи больше, чем в преднерестовый период. Кроме того, откладывание яиц происходит главным образом в верхних слоях воды (выше 100 *м*), что также связано с суточной миграцией.

Кларк [66] на основании опытов с пресноводными дафниями, пишет, что в богатой пищей среде большая часть животных отрицательно реагирует на свет.

Большинство исследователей-планктонологов высказывает одну общую мысль, что причина подъема планктона в верхние горизонты воды связана с питанием. Однако по поводу причины ухода планктона с поверхностных слоев воды мнения расходятся. Одни предполагают наличие приспособительного свойства, выработанного под влиянием «губительно» действующего дневного света, другие также предполагают наличие приспособительного свойства, но выработанного под влиянием хищников.

Как видим, авторы предполагают ряд тесных связей явлений внешней среды и состояния организма водных животных, однако сущность, причинность этой связи не вскрыта.

В своей статье «Критика применения теории тропизмов к изучению поведения рыб» мы стремились показать преимущество исследования причинной связи в поведении рыб с позиции учения И. П. Павлова. Так, например, трудно объяснимое с точки зрения теории тропизмов явление привлечения рыбы на электрический подводный свет становится понятным и доступным для исследования с позиции учения И. П. Павлова. Последователь этого учения акад. К. М. Быков [7] пишет: «Условный рефлекс, или временная связь, — это тот механизм, благодаря которому любое животное осуществляет связь с окружающим миром, почему принцип временных, или условных, связей имеет универсальное значение для изучения деятельности всех биологических объектов.

Разумеется, не может быть и речи о простом переносе данных, характеризующих временные связи высших позвоночных, на нижестоящих животных. Однако даже при изучении простейших одноклеточных общие принципы павловской рефлекторной теории должны заменить туманные, ничего не дающие научному знанию определения тропизмов, таксисов и так называемых вынужденных движений, в трактовке которых прежние исследователи фактически весьма часто отказывались от принципов детерминизма».

Е. В. Шорохова [57] указывает, что простейшие проявляют способность воспринимать непрямые раздражители посредством сигнальной деятельности протоплазмы. Автор ссылается на опыты Брамштейна с парамециями, когда при сочетании светового раздражителя с новым температурным парамеции начали реагировать на свет без температуры, хотя свет для них являлся до этого нейтральным раздражителем.

Опыты Е. М. Крепс [24] показали существование у асцидий примитивных форм условных рефлексов — ответ на раздражение звонком.

Для улитки тень, падающая на глазки ее щупалец, является сигналом надвигающейся опасности и приводит к остановке движений животного — вытягиванию щупалец [21]. Однако если повторные затенения

не сопровождаются вредными для животного воздействиями, то они теряют свое сигнальное значение.

Мучной хрущак (Fenebrio molitor), как амбарный вредитель, обнаруживает врожденный отрицательный рефлекс на свет и положительный на темноту, которая сигнализирует пищу. Однако искусственное изменение условий жизни (пища только на свету и отсутствие ее в темноте) приводит к подавлению этих рефлексов и выработке новых, противоположных.

Подобные примеры, подтверждающие наличие примитивных условнорефлекторных связей у беспозвоночных, можно умножить, они общеизвестны и достаточно подробно изложены [21].

Мы полагаем наиболее близкими к истине утверждения исследователей, что суточные вертикальные миграции планктона носят преимущественно трофический характер. Мигрирующие снизу организмы зоопланктона находят в верхних слоях более благоприятные для питания условия. Эти слои от 0 до 25 *м* более широко населены бактериями, наннопланктоном и фитопланктоном.

Сытые рачки не поднимаются вечером к поверхности, что подтверждается наблюдениями исследователей—М. М. Кожова [22], А. П. Кусморской [26] и другими. Таким образом, для сытых организмов угасание света, т. е. наступление сумерок, не является раздражителем, рефлекс на сумерки заторможен, а у голодных угасание света является как бы сигналом питания, и они следуют за светом, уходящим к поверхности, при закате солнца. Это движение вверх, за освещенной зоной, не является механическим, так как в противном случае все виды животных на всех стадиях развития следовали бы за уходящей освещенной зоной до самых поверхностных слоев воды. Однако этого не наблюдается. Одни виды и генерации останавливаются в одном горизонте, другие — в другом, соответственно их образу жизни. Молодые, развивающиеся организмы требуют более постоянного питания, вследствие чего они могут или совсем не опускаться вниз, или оставаться в верхних слоях дольше, чем более взрослые особи.

Сигнальное значение наступления сумерок при вертикальных миграциях планктона к поверхности нам кажется правдоподобным еще и потому, что подъем организмов в вышележащие слои воды происходит в короткий промежуток времени у всех видов одновременно, а опускание — не одновременно. Одни виды опускаются раньше (еще задолго до рассвета), другие — позднее (с рассветом).

Опускание накормленного планктона в нижние горизонты воды, по-видимому, происходит по мере накормленности и является защитно-приспособительным свойством. Под этим мы понимаем не только уход от хищников, но и уход в иные физические условия окружающей среды, например отдых в более спокойных гидрологических условиях.

М. Е. Лобашев и П. Г. Иванова [31] показали, что дафния (Daphnia magna), при нормальной смене дня и ночи относящаяся к свету индиферентно, оказалась способной к четкой выработке условных рефлексов на световые раздражители. В отличие от реакции на свет контрольных дафний, содержащихся все время в кормовой среде, подопытные дафнии после 24-часового голодания предпочитали свет. Следовательно, наличие у ракообразных временных пищевых связей было подтверждено экспериментально.

А. Б. Коган и А. П. Семеновых [19] продолжили этот опыт, изменяя условия так, чтобы дафнии оказались лишенными пищи на свету и кормились в темноте. Выводя поколения дафний в подобных условиях опыта, авторы на 14—17 поколении добились того, что условный пищевой рефлекс на темноту стал у них безусловным, врожденным.

Возможно, рефлекс планктона на изменение освещенности, повторяясь ежесуточно и много лет подряд, мог стать безусловным, врож-

донным рефлексом, хотя и на более примитивных основах, чем у высших позвоночных.

Все эти гипотезы о причинах вертикальных миграций планктона имеют непосредственное отношение к изучению причин суточных вертикальных миграций рыб.

Пеко указывает, что атлантическая сельдь перед нерестом не мигрирует ночью в верхние слои воды, и объясняет это тем, что сельдь не питается в это время.

Н. В. Лебедев [28], исследуя поведение хамсы в Азовском море и Керченском проливе, установил, что хамса начинает выходить на зимовку из Азовского моря только по достижении определенной упитанности (около единицы). Если хамса неупитанна, она задерживается в Азовском море и часто погибает там при заморозках. Степень упитанности хамсы в Азовском море постоянно служит исследователям критерием краткосрочных прогнозов ее выхода из Азовского моря.

В. Н. Тихонов [48] рассматривает опускание мурманской сельди в придонные горизонты воды как определенную биологическую стадию ее жизни, наступающую только после окончания предшествующей стадии летнего нагула. По мнению В. Н. Тихонова, сельдь, не успевшая накопить достаточного количества жира, задерживается в верхних слоях воды, и опускание ее в придонные горизонты начинается позднее.

Н. Е. Асланова [3] приходит к выводу, что поведение рыбы в период зимовки определяется главным образом степенью ее упитанности. В тех случаях, когда рыбы приходят на места зимовки более упитанными, они раньше опускаются в толщу воды, чем рыбы менее упитанные.

Многие исследователи наблюдали два максимума в суточном питании пелагических рыб — преимущественно в утренние и вечерние часы. Это наблюдалось у ставриды [50], личинок сельди [47], мальков многих пресноводных рыб: плотвы, уклеи, карася, линя, ерша, окуня, налима, форели [27], у сельди [59] и других рыб. Как показали наблюдения в экспериментальных условиях, пелагические рыбы при питании производят нацеленные хватательные движения. Зрение является основным рецептором, что подтверждается также выборочностью в питании рыб [47, 61].

На вечерней и утренней зорях в море часто можно наблюдать интенсивный вскид над поверхностью воды кормящейся рыбы (сельди, ставриды, скумбрии, пеламиды и др.). Любителям-рыболовам известно, что утром и вечером пелагические рыбы клюют лучше.

Из этих фактов можно сделать вывод, что большинство пелагических планктоноядных рыб питается не ночью, а утром и вечером; при этом зрение является основным рецептором.

Как показали исследования Е. А. Бабуриной [4], Е. Н. Павловского и М. Н. Курепиной [39], различия в развитии глаз и мозга у разных видов рыб связаны с особенностями взаимоотношений этих видов со средой. Крыжановский, Дисслер и Смирнова указывают, что судаки могут питаться в темноте, без участия органов зрения, воспринимая движения добычи органами боковой линии.

Пеко [71] сообщает, что слепая щука ощущала наличие добычи органами боковой линии, расположенными в области головы. По наблюдениям К. Г. Константинова [23], весной и осенью треска ночью питается интенсивнее, чем днем. В желудках трески ночью была преимущественно рыба (мойва или сельдь). Автор объясняет это тем, что треска и пикша могут успешнее охотиться ночью за планктоноядными рыбами, не видящими в темноте. Это же наблюдала И. В. Канаева [15] у перкарины. Перкарина ночью питается в основном тюлькой, обнаруживая добычу органами боковой линии, а днем она питается копеподами

и мизидами, так как в светлое время суток ей труднее поймать тюльку, видящую хищника.

Окунь ведет себя иначе. Исследованиями установлено, что на озере Мендата (в Висконсине) [65] стаи окуня Perca flovescens находятся днем вдали от берега в толще воды, в местах с глубинами 23—35 футов. Перед закатом они мигрируют на прибрежное мелководье на глубины 18—30 футов, причем образуют наибольшие концентрации в течение 1 часа. В сумерки стаи окуня опускаются на дно и эхолот их не записывает. Водолаз наблюдал, что до захода солнца рыбы двигались стаями на некотором расстоянии от дна. После захода солнца, ведя наблюдения с помощью прожектора, водолаз видел, что отдельные рыбы неподвижно держались на дне, касаясь песка грудными плавниками. На рассвете они поднимались со дна, собираясь в стаи, и выходили на более глубокие места.

Видимо, пресноводный окунь, подобно планктоноядным рыбам, питается в зоревые и дневные часы, пользуясь преимущественно зрением, а в темноте держится у дна, не совершая миграций и не питаясь.

С. Г. Крыжановский, Н. Н. Дисслер и Г. Н. Смирнова [25] отмечают, что личинки пресноводного окуня через 25 суток после выклева из икры держатся стайками, а через 35 суток, в стадии малька, начинают уже вести хищный образ жизни. Днем они держатся стайками на глубине 1,5 *м* у берегов, часто в зарослях хвоща; ночью стайки рассыпаются, мальки погружаются на дно и держатся разрозненно, двигаются несогласованно. Стайки организуются с наступлением рассвета, и движения мальков в стае координируется при помощи зрения.

Каспийская килька питается преимущественно днем, опускаясь вслед за половозрелыми планктонными организмами до 70—80 *м* глубины. Вечерний подъем кильки в поверхностные горизонты воды начинается между 16 и 19 часами, т. е. во время подъема зоопланктона. Возможно, килька, поднимаясь, следует за своим кормовым объектом, так как в темное время их скопления совпадают (на горизонте 10—30 *м*). Ночью килька не питается, но перед рассветом, в 3 часа 30 мин., она концентрируется на короткий промежуток времени в более узком слое воды (от 10 до 15 *м*) и, по-видимому, питается здесь зоопланктоном, опускающимся на глубину с наступлением рассвета. Наблюдения, проведенные на суточной станции, показывают, что в этот период в указанном слое концентрируется в максимальных количествах зоопланктон, который уже начал свои обратные миграции из верхних слоев в нижние [32].

В. Л. Котов выделяет у дальневосточной скумбрии два периода интенсивного питания в течение суток: первый—вечером, с 19 до 22 час., когда планктон поднимается к поверхности, и второй — утром, на рассвете, когда планктон еще находится в поверхностных слоях воды.

Мы неоднократно наблюдали летом у подводного источника света усиление концентрации хамсы в предутренние часы. Это же отмечают Т. Е. Сафьянова и В. Ф. Демидов [45]. По их наблюдениям, более чем у половины подошедших на свет рыб в это время суток желудки были пустыми.

По данным Н. Ф. Тараненко, мы суммировали средние индексы наполнения желудков хамсы с декабря 1953 г. по март 1954 г. и представили по часам суток (рис. 11). К сожалению, отсутствуют результаты анализа в ночное время и мало материала по каждому месяцу.

Рисунок показывает, что средние индексы наполнения желудков хамсы увеличиваются утром и вечером. По сообщению Н. Ф. Тараненко, в вечерние и в ранние утренние часы хамса питается в основном Calanus helgolandicus (80—90%), который мигрирует вечером в поверхностные слои воды, а утром — вниз. Вероятно, в течение дня от-

дельные косяки рыб подкармливаются (это видно и из графика), но повышенное питание утром и вечером выступает отчетливо. Следует оговорить, что высокий индекс наполнения желудков хамсы в 8—10 час. утра наблюдался главным образом 24 марта 1954 г., в пасмурный день. В этот день, как указано в дневнике наших наблюдений (совместно с Н. Ф. Тараненко), все небо было покрыто тучами, моросил дождь, рыба держалась в толще воды; при тралении над глубинами 75 *м* трал шел на горизонте 30—40 *м* и затем 54—55 *м* (судя по количеству вытравленных ваеров).

Н. Ф. Тараненко указывает, что пища хамсы, выловленной разноглубинным тралом 12 марта с 18 час. 10 мин. до 19 час. 50 мин., на 97,6% состояла из Calanus helgolandicus, причем из них 20% было свежезаглоченных организмов, находящихся в верхней части желудка, около пищевода.

По нашим наблюдениям, трал шел в это время в толще воды, на горизонте 16—36 *м* над глубинами 73 *м;* рыба держалась в слое от 15 до 11 *м,* т. е. у поверхности.

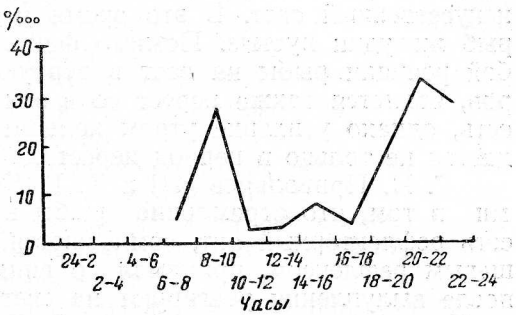

Рис. 11. Средние индексы наполнения желудков хамсы с декабря 1953 г. по март 1954 г. по часам суток (по данным Н. Ф. Тараненко).

Следовательно, питание пелагических планктоноядных рыб происходит в сумеречных условиях днем на глубинах, утром и вечером—в поверхностных слоях воды; при этом зрение является основным рецептором. Ночью эти рыбы не видят корма, не питаются и держатся неподвижно, что является важным моментом для промыслового их использования. Многие хищные рыбы питаются и ночью, обнаруживая добычу с помощью органов боковой линии.

Анализируя причины привлечения пелагических рыб искусственным подводным светом, мы высказали предположение, что для пелагических рыб, питающихся планктоном преимущественно в светлое или сумеречное время суток, свет является сигналом питания, и поэтому рыба собирается у источника света. Голодная рыба привлекается светом и питается в освещенной зоне, а сытая или не питающаяся в данный период (например, во время нереста) рыба может и не реагировать на свет.

Поведение у источника света различное у рыб разных видов и даже внутри одного вида, у разных возрастных групп, в различные сезоны года. Молодь обычно держится ближе к источнику света, чем взрослые особи. Рыбы, у которых зрение приспособлено к более яркому свету, держатся ближе к его источнику.

Последующие исследователи: Ловецкая, Сафьянова, Демидов, Кашкин, Никоноров и др. подтвердили правильность высказанного нами предположения, проверив его наблюдениями в море.

А. А. Ловецкая подтверждает, что у кильки связь питания со светом выражена довольно сильно. На местах нагула килька, имея наполненные пищей желудки, держится глубже, а при небольшом наполнении желудков распределяется выше. В лунные ночи килька держится более рассеянно, чем в темные, так как при лунном свете, как и днем, она питается. Двуслойность распределения молоди и взрослой кильки у искусственного источника света А. А. Ловецкая объясняет различным характером питания этих возрастных групп. Днем взрослая килька опускается до 80 *м*, где в это время наблюдается наибольшая концентрация зоопланктона, а молодь кильки держится выше и питается бо-

лее молодыми особями зоопланктона, которые не совершают миграций и остаются днем в верхних слоях воды до 10—30 *м*.

Т. Е. Сафьянова и В. Ф. Демидов [45] подтвердили, что голодная рыба лучше идет на свет. Анализ содержимого желудков подошедшей на свет хамсы показал, что она питается в зоне света, так как примерно у 40% особей, выловленных у источника света, были найдены в желудках свежезаглоченные организмы планктона. При интенсивном питании хамсы желудки ее бывают к вечеру набиты пищей (степень наполнения 2 и 3), поэтому авторы полагают, что в это время хамса не концентрируется в зоне света.

В предутренние часы степень накормленности хамсы снижается, пища в желудках переварилась и рыба начинает активно реагировать на искусственный свет. В это время у большинства подошедших на свет рыб желудки пустые. Помимо фактора накормленности, причиной слабой реакции рыбы на свет в первую половину ночи, по мнению авторов, является также нерест ее в эти часы суток. Возможно, это так и есть, однако усиление утром концентрации хамсы в зоне света наблюдается не только в период нереста.

Г. И. Привольнев [44] и К. Г. Константинов [23], соглашаясь с нами в том, что стремление рыбы к зоне определенной освещенности есть рефлекторный акт, сомневаются, — является ли свет условным пищевым рефлексом, принимая во внимание, что и зародыши рыб сразу после вылупления реагируют на свет.

Как показали исследования С. Г. Крыжановского, Н. Н. Дисслера и Г. Н. Смирновой [25], реакция на свет личинок рыб тесно связана с их образом жизни.

Зародыши горчака, чебака, глазача, рыбца, пескаря, отрицательно реагирующие на свет в первые дни после вылупления, а также зародыши воблы и карася, безразличные к свету при переходе в стадию личинки, начинают относится к нему положительно, отыскивая пищу с помощью зрения. У других видов рыб — верховки, красноперки, чехони, пресноводных окуневых и т. д. — реакция на свет положительна сразу же после вылупления, так как органы дыхания у личинок ослаблены или отсутствуют и личинки стремятся к поверхности в освещенные, хорошо аэрируемые слои воды, чему способствует большая жировая капля, служащая им гидростатическим органом.

Возможно, в этом случае связь условий дыхания и света является врожденной, но питание их в этот период еще эндогенное и только позднее, при переходе к экзогенному питанию, зрение является основным рецептором; и в этот период устанавливается связь со светом на основе пищевого рефлекса.

С. Г. Крыжановский и Н. Н. Дисслер отмечают наличие различных временных связей у рыб в стадии личинки: ориентация к течению по полосатой бумаге, присутствие в одном косяке более взрослых и более молодых личинок, положительная реакция на свет личинок планктофагов и т. д.

Критикуя наше утверждение, что свет не является условным пищевым рефлексом, Г. И. Привольнев в то же время пишет, что по его мнению приближение рыб к свету является проявлением пищевого рефлекса, когда свет в условиях темноты становится сигналом питания. Остается не ясным, что принципиально нового вносит Г. И. Привольнев в вопрос о причинах привлечения рыб к искусственному свету, не соглашаясь с нами.

Исследования последних лет на многих наших морях показали, что реакция рыбы на электрический свет адэкватна реакции ее на естественный свет. Это же было доказано в экспериментальных условиях: личинки волжской сельди, помещенные под ярким электрическим светом, питались в течение всей ночи, тогда как в контрольном аквариу-

ме, в неосвещенном помещении, питание прекращалось, как обычно, с наступлением темноты и возобновлялось лишь с рассветом [47]. Белорыбица при электрическом или дневном освещении потребляла корма гораздо больше, чем в темноте [16].

Исследование закономерностей поведения рыбы у искусственного источника света указало нам путь к изучению причин суточных вертикальных миграций ее, самым тесным образом связанных со светом.

Опыты Ю. П. Фролова [51] показали, что рыбы способны вырабатывать условные рефлексы на самые разнообразные раздражения. Они способны дифференцировать отдельные раздражители, например отличать зеленый свет от красного. Условные рефлексы на свет вырабатываются скорее и прочнее, чем на звук.

Ю. П. Фролов отмечает, что по сравнению с другими позвоночными рыбы плохо удерживают образовавшиеся условные рефлексы. Это же утверждает и В. М. Кириллов [18]. Однако экспериментальные работы, проведенные Н. В. Праздниковой [43] и Н. А. Черновой [53], показали, что условные рефлексы рыб на свет и на звук отличались стойкостью и угашались с трудом. После полуторамесячного перерыва они восстановились уже на пятом сочетании. Такое различие Н. В. Праздникова объясняет следствием неблагоприятного действия на центральную нервную систему электрического тока, используемого Ю. П. Фроловым и В. М. Кирилловым в качестве раздражителя.

Н. В. Праздникова [43] легко вырабатывала у рыб положительные условные пищевые рефлексы. Опыты проводились с карасями в том же аквариуме, в котором рыба постоянно жила. Рыба получала пищу из кормушки при хватании бусинки, висящей в воде и при зеленом свете. Но при введении тормозной комбинации свет—звук на 25 сочетании появилось торможение в виде отсутствия хватательной реакции за бусинку, а после 87 применений этой комбинации рыба перестала есть в экспериментальной обстановке.

Буль [6] выработал пищевые и оборонительные условные рефлексы у рыб на изменение температуры и солености воды, на свет и звук, причем для световых рефлексов были выработаны дифференцировка на различные цвета и интенсивность света.

Попов, экспериментируя с личинками плотвы и рыбца, установил, что у них оборонительный условный рефлекс на вибрацию и на зрительный раздражитель начинает формироваться с первых же сочетаний, но закрепляется он лишь при большом числе подкреплений.

Вудхед [78] установил, что в отличие от сытых голодные гольяны (Phoxinus phoxinus L.) проводили много времени в освещенной части аквариума.

Шименц [74] показал, что колюшки и гольяны реагируют на ультрафиолетовые лучи, не воспринимаемые человеческим глазом. Так, у колюшек сокращение колбочек сетчатки вызывается световыми лучами длиной 313 *ммк* (человеческий глаз не воспринимает волн короче 396 *ммк*).

Следовательно, рыбы способны реагировать даже на малейшие изменения светового раздражителя.

На основе всего изложенного можно предположить, что для пелагических рыб вечернее угасание света, т. е. наступление сумерок, является сигналом питания, и рыбы, поднимаясь вместе с уходящим к поверхности воды светом, питаются в поверхностных слоях воды.

Пелагические рыбы, приспособленные к сумеречным условиям, питаются в поверхностных слоях воды утром и вечером, а рыбы, приспособленные к дневному освещению, питаются как при сумеречном, так и при дневном освещении. Ночью планктоноядные рыбы не питаются, но и не уходят из поверхностных слоев воды.

При плохой упитанности, при необходимости усиленного откорма пелагические рыбы держатся и днем в верхних и средних слоях воды, блуждая в поисках пищи. Наоборот, накормленные рыбы, возможно, вечером не станут мигрировать в поверхностные слои воды.

В условиях полярного дня, если не происходит вертикальных миграций планктона, смены света и темноты, отсутствуют и вертикальные миграции пелагических рыб. Опускание рыбы в нижние слои воды является защитно-приспособительным свойством; под этим свойством понимается уход ее в места с более спокойными гидрологическими условиями и относительно более защищенные от нападения хищников.

ВЫВОДЫ

На основании наших и литературных данных выявляются следующие особенности вертикальных суточных миграций планктоноядных рыб.

1. Миграции протекают регулярно в течение длительного периода откорма. С сумерками большинство планктоноядных рыб поднимается в поверхностные слои воды и с рассветом опускается вниз. При внезапном затемнении днем от надвинувшихся туч также наблюдается подъем этих рыб в верхние слои воды.

В полярных условиях, если не происходит смены темного и светлого времени суток, вертикальных миграций у сельдей не наблюдается. На Байкале зимой, когда поверхность водоема закрыта толстым слоем льда и снега, не пропускающего света, рыбы также не совершают вертикальных миграций.

2. Протяженность вертикальных миграций в известной степени определяется температурой. Ниже определенного температурного слоя килька, салака, атлантическая сельдь и ряд других рыб не опускаются.

3. Зимой некоторые рыбы, например хамса, питаются и совершают вертикальные миграции, однако менее активно, чем весной мигрируют вдоль побережья.

4. Рыба совершает вертикальные миграции мелкими косяками. Перед уходом из поверхностных слоев воды утром или перед подъемом в эти слои вечером, а также при шторме скопления распадаются на мелкие косяки; такими косяками рыба и совершает миграции как вертикальные, так и горизонтальные.

При шторме рыба перемещается на большие глубины, держась в приглубых местах.

5. Весной поведение рыбы резко меняется, у нее развиваются половые продукты, она активнее передвигается в горизонтальном направлении, уходя из мест зимних скоплений. Изменение в поведении рыбы в преднерестовый период является проявлением полового инстинкта; в это время устанавливаются другие связи рыбы с внешней средой и иная реакция рыб на свет.

6. О причинах суточных вертикальных миграций рыбы и планктона высказано много предположений. Большинство исследователей предполагают, что причина подъема этих организмов в верхние слои воды связана с питанием. Однако по поводу причины утреннего ухода планктона и рыб из поверхностных слоев воды мнения расходятся; одни предполагают наличие приспособительного свойства, выработанного под влиянием «губительно» действующего дневного света, другие — наличие приспособительного свойства, выработанного под влиянием хищников.

7. Мы высказываем предположение, что для планктона и планктоноядных рыб вечернее угасание света, т. е. наступление сумерок, является сигналом питания. Поднимаясь вслед за уходящим к поверхности воды светом, они питаются в верхних слоях воды.

Опускание планктона и рыбы в нижние слои происходит по мере накормленности и является защитно-приспособительным свойством; под

этим свойством понимается уход сытых организмов в места с более спокойными гидрологическими условиями и более защищенные от нападения хищников.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А. Е., О способах питания рыб планктоном, «Природа», 1945, № 4.

2. Асланова Н. Е., Шпрот Черного моря, Труды ВНИРО, т. XXVIII, Пищепромиздат, 1954:

3. Асланова Н. Е., Поведение черноморских пелагических рыб во время зимовки, Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыб, изд. АН СССР, 1955.

4. Бабурина Е. А., Развитие глаз и зрения сельди-черноспинки Caspialosa kessleri, kessleri, «Вопросы ихтиологии», вып. 4, изд. АН СССР, 1955.

5. Богоров В. Г., Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод океана, Труды Института океанологии, т. II, 1948.

6. Буль Г., Сенсорное различие у рыб, исследованное методом условных реакций, Физиологический журнал, т. 21, 1936.

7. Быков К. М., Учение И. П. Павлова и современное естествознание, Медгиз, 1952.

8. Виноградов М. Е., Суточные вертикальные миграции зоопланктона дальневосточных морей, Труды Института океанологии, т. 8, 1954.

9. Ганьков А. А., Токарев А. К., Юдович Ю. Б., Разведка и лов сахалинской преднерестовой сельди при помощи гидроакустических приборов, «Рыбное хозяйство», 1953, № 6.

10. Захваткин А. А., К познанию суточных вертикальных миграций Байкальского зоопланктона, Труды Байкальской лимнологической станции, вып. II, 1932.

11. Зуссер С. Г., Ход рыбы в дельте реки Волги, 1938.

12. Зуссер С. Г., Критика применения теории тропизмов к изучению поведения рыб, Журнал общей биологии, т. XIV, вып. 2, 1952.

13. Кагановский А. Н., Промысловая разведка сардины, Хабаровск, 1939.

14. Кагановская С. М., Некоторые данные по распространению и биологии минтая, Известия ТИНРО, т. 29, Владивосток, 1945.

15. Канаева И. П., Суточные изменения в питании азовской перкарины, «Вопросы ихтиологии» (в печати).

16. Карзинкин Г. С., К нормативам кормления молоди осетровых, белорыбицы, Труды ВНИРО, т. XIX, 1951.

17. Кашкин Н. И., Суточные вертикальные миграции молоди некоторых видов рыб Таганрогского залива в связи с ее питанием, «Вопросы ихтиологии», вып. 3, 1955.

18. Кириллов В. М., Световые условные рефлексы у зеркального карпа, Архив биологических наук, 42, вып. 1—2, 1936.

19. Коган А. Б. и Семеновых А. П., О последовательном закреплении условных рефлексов у низших животных, «Природа», 1955, № 9.

20. Котов В. Л., Скорость переваривания пищи у дальневосточной скумбрии, Известия ТИНРО, т. 44, 1957.

21. Коган А. Б. и Шитов С. И., Практикум по сравнительной физиологии, Советская наука, 1954.

22. Кожов М. М., Животный мир оз. Байкал, Иркутск, 1947.

23. Константинов К. Г., Суточные вертикальные миграции трески и пикши. (напечатано в настоящем сборнике).

24. Крепс Е. М., К физиологии и биологии асцидий, Работы Мурманской биологической станции, Издание Ленинградского общества естествоиспытателей, т. 1, 1925.

25. Крыжановский С. Г., Дисслер Н. Н. и Смирнова Г. Н., Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei), Труды Института морфологии животных, вып. 10, 1953.

26. Кусморская А. П., Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами, Труды ВНИРО, т. XXVIII, Пищепромиздат, 1954.

27. Кучин И. В., О пище мальков некоторых рыб, Вестник рыбопром., № 11, 1900.

28. Лебедев Н. В., Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы, Зоологический журнал, т. 19, вып. 4, 1940.

29. Лишев М. Н., Прения по докладам, Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыбы, изд. АН СССР, 1955.

30. Лобашев М. Е., Изучение приспособления животных методом условных рефлексов, Журнал общей биологии, т. XVI, 1955, № 2.

31. Лобашев М. Е. и Иванова П. Г., Некоторые закономерности онтогенетической адаптации, ДАН СССР, т. 58, № 1, 1948.

32. Ловецкая А. А., Распределение и поведение кильки, «Рыбное хозяйство», 1953, № 12.

33. Мантейфель Б. П., Изучение поведения стайных рыб в целях усовершенствования техники их лова, Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыб, изд. АН СССР, 1955.
34. Месяцев И. И., Строение косяков стадных рыб, Известия АН СССР, № 4, 1957.
35. Наставление по разведке океанической сельди, Мурманск, 1954.
36. Николаев И. И., Суточные миграции водных организмов, «Природа», 1952, № 3.
37. Никольский Г. В., Рыбы Аральского моря, Москва, 1940.
38. Никоноров И. В., Наблюдения за поведением каспийской кильки, «Вопросы ихтиологии», 1955, № 6.
39. Павловский Е. Н. и Курепина М. Н., Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания, Очерки по общим вопросам ихтиологии, 1953.
40. Петипа Т. С., Наблюдения над поведением зоопланктона во время солнечного затмения, ДАН СССР, т. 104, № 2, 1955.
41. Покровская И. С., Питание личинок сахалинской сельди, Известия ТИНРО, т. 44, 1957.
42. Праздникова Н. В., Методика исследования двигательно-пищевых условных рефлексов у рыб, Журнал высшей нервной деятельности, т. III, вып. 3, 1952.
43. Праздникова Н. В., Пищевые двигательные условные рефлексы и условный тормоз у рыб, Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, т. II, 1953.
44. Привольнев Г. И., Реакция рыб на свет, «Вопросы ихтиологии», 1956, № 6.
45. Сафьянова Т. Е. и Демидов В. Ф., Отношение хамсы и ставриды к искусственному свету в период их размножения и нагула, Труды Азчерниро, 1955.
46. Скадовский С. Н., Физиологический анализ фототаксиса дафний (Daphnia pulex), Ученые записки МГУ, вып. 33, 1939.
47. Сушкина А. П., Питание личинок проходных сельдей в р. Волге, Труды ВНИРО, т. XIV, 1940.
48. Тихонов В. Н., Зимнее распределение сельди в южной части Баренцева моря, Труды ПИНРО, вып. 4, 1939.
49. Токарев А. К., Поведение азовской хамсы и разведка ее скоплений в Черном море, «Рыбное хозяйство», 1953, № 5.
50. Фортунатова К. Р., Очерк биологии питания Trachurus trachurus, Труды Севастопольской биологической станции, т. VI, 1948.
51. Фролов Ю. П., Сравнительная физиология условных рефлексов, Успехи современной биологии, т. VIII, вып. 2, 1938.
52. Чаянова Л. А., Питание черноморской хамсы, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.
53. Чернова Н. А., Дыхательный условный рефлекс рыбы, Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, т. II, 1953.
54. Чохури Н. И., К вопросу о суточных вертикальных миграциях планктона в Батумской бухте, Труды научной рыбохозяйственной и биологической станции Грузии, т. 11, 1939.
55. Чугунова Н. И. и Юданов К. И., Опыт поиска рыбы эхолотом на Каспийском море, «Рыбное хозяйство», 1953, № 10.
56. Чудновский Л. А., Влияние светового и температурного режимов на чувствительность половых путей кастрированных крольчих к фолликулину, Труды института физиологии им. Павлова, т. IV, 1955.
57. Шорохова Е. В., Учение И. П. Павлова о сигнальных системах, В книге «Учение И. П. Павлова и философские вопросы психологии», изд. АН СССР, 1952.
58. Balls R., Environmental changes in herring behaviour. A theory of light avoidance as suggested by echo-sounding observations in the North Sea, Journ. du Conseil, v. XVII, N 3, 1951.
59. Battle H., Huntsman A. and others, Fatzess, digestion and food of Passamaquoddy young herring, Journ. Biol. Board. Canada, v. 11, N 4, 1936.
60. Johnson W., Feeding of herring, Journ. Fish. Research, Board. Canada, v. IV, N 5, 1940.
61. Jonson W., Effects of light on movements of herring. Journ. Fish. Research, Board. Canada, v. 4, N 5, 1940.
62. Johnson W., Effect of light on copepods as food for Passamaquoddy herring, Journ. Fish. Research Board. Canada, v. 5, N 4, 1942.
63. Ellis G., Observation on the shoaling behaviour of cod (Gadus callarias) in deep water relative to daylight, Journ. Marine Biolog. Ass., v. 35, 1956.
64. Hardy A. and Günter E., The plancton of South Georgia whaling grounds and adjacent waters, Discovery Reports, v. XI, 1936.
65. Hasler A., Willemonte D., James K., Observations on the daily movements of fishes. Science, 118, N 3064, 1953.
66. Clark G., Quantitative aspects of the change of phototropic sign in Daphnia, Journ. Exp. Biol., v. IX, N 2, 1932.
67. Lassleben P., Fisch und Licht, Allg. Fischerei Ztg., N 24, 1952.
68. Lebour M., The Euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth and their importance as herring food, Journ. Marine Biol. Ass., v. XII, N 2, 1924.

69. Lucas G., On the diurual variation of size-groups of trawl-caught herring, Journ. du Conseil, v. XI, N 1, 1936.
70. Marsh C., The plankton of lake Winnebago and Green lake Wiscons, Geol. Nat. Hist. Surv., v. 20, 1903.
71. Peko, Herring behaviour, How depth limits change the shooling pattern, World Fishing, v. 5, N 7, 1953.
72. Richardson J., Some reactions of pelagic fish to light as recorded by echo-sounding, Fish Investigations, ser. II, v. XVIII, N I, 1952.
73. Scheuring G., Die Wanderungen der Fische. Ergebn. Biologie, Bd. 6, 1929.
74. Schiemenz F., Über den farbsinn der Fische, Vergl. Physiol., Bd. I, 1924.
75. Schmidt U., Beiträge zur Biologie des Köhlers (Gadus virens L.) in den islandischen Gewässern, Berichte der deutschen wissenschaftlichen Komission für Meeresforschung, Neue Folga, Bd. 14, H. I, 1955.
76. Tester A., What Time of Day Are Herring caught, Fisheries Research Board. Canada Progress Repports of Pacific Biol. st., N 37, 1938.
77. Wie blinde Fische ihre Nahrung finden, Der Fischerbote, G. XXVI, H. 4, 1934.
78. Woodchead P., The behaviour of. minnows (Phoxinus phoxinus L.), in a light gradient, Journ. Exp. Biol., v. 33, N 2, 1956.