

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ НЕКОТОРЫХ РАКООБРАЗНЫХ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Канд. биол. наук И. И. НИКОЛАЕВ

ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ МИЗИД

О суточных вертикальных миграциях мизид в Балтийском море известно давно. Об этом еще в 1905 г. писал Апштейн, позже об этом явлении упоминается в работах других авторов [2, 5, 6, 7, 8, 9, 10]. Массовые виды мизид в Балтике совершают четко выраженные суточные вертикальные миграции, протяженность которых достигает 100 м и более. Они могут служить хорошей иллюстрацией защитно-приспособительных свойств водных организмов [5].

При изучении миграций мизид нам удалось уточнить некоторые количественные характеристики этого явления, а именно: время дневной (придонной) и ночной (пелагической) фаз распределения в разные сезоны, а также скорость и протяженность вертикальных перемещений.

1. Продолжительность придонной и пелагической фаз распределения мизид. В июле в центральной части моря (южная часть Готландской котловины) и в июне и августе в Рижском заливе изучались вертикальные миграции *Mysis mixta*¹. Ловили их ихтиопланктонной сетью, имеющей диаметр входного отверстия 80 см, или сетью Джеди диаметром 37 см. Градации (ступенчатость) вертикальных серий в Балтике составляли 10 м, а в Рижском заливе — от 10 до 2 м. Серии были взяты в периоды установившегося дневного или ночного режима через каждые 2—4 часа, а в переходное время (в утренние и вечерние сумерки) — через 15—20 минут. Детальные исследования миграций во всех случаях выполнялись при освещенности, приближающейся к нормальной для соответствующего времени.

Результаты исследований вертикальных серий представлены в табл. 1—3. В табл. 1 приведены результаты вертикального распределения *Mysis mixta* 13 и 14 июля 1955 г. в районе Клайпеды. По данным таблицы видно, что фаза придонного (дневного) распределения *Mysis mixta* длится около 20 часов (с 2 час. 30 мин. — 3 час. до 22 час. — 22 час. 30 мин.), а фаза пелагического (ночного) распределения — около 4 часов (22 час. — 22 час. 30 мин. до 2 час. 30 мин. — 3 час.). Время же с 2 час. 30 мин. до 3 час. можно считать переходным из фазы пелагического (ночного) распределения в фазу придонного (дневного) распределения, а с 22 час. до 22 час. 30 мин. также переходным, но уже в противоположном направлении.

¹ Ценные исследования вертикальных миграций мизид в Рижском заливе выполнены летом 1956 г. студентками В. А. Годлевской и Л. В. Саниной.

Таблица 1

Горизонты лова в м	Время наблюдений* в час. и мин.					
	21.30—22.00	22.00—22.30	0.30—1.00	1.30—2.00	2.30—3.00	3.30—4.00
	количество экземпляров на 1 м ³					
0—10	0	0	0	0	0	0
10—20	0	0,5	5,5	1,5	0	0
20—50	0	3,0	7,0	10,0	0,3	0
50—60	1	1,0	1,0	5,0	17,0	0

* Часы во всех таблицах приводятся по местному времени.

Результаты исследований июньской серии (1955 г.) в Рижском заливе приведены в табл. 2, августовской серии (1957 г.) — в табл. 3.

Таблица 2

Горизонты лова в м	Виды мизид	Часы наблюдений						
		16—18	18—20	20—22	22—23	24.00—2	2—4	4—6
		количество экземпляров на 1 м ³						
0—20	<i>Mysis mixta</i>	0	0	0,8	0,5	0,5	0	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	0	7	2	1	0	0
20—40	<i>Mysis mixta</i>	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	1	4	1	2	0,5	0

Таблица 3

Горизонты лова в м	Таблица 3							
	Время наблюдений в час. и мин.							
	20.00—20.30		20.50—21.18		23.40—0.05		3.00—3.15	
	количество экземпляров в 1 м ³							
	M. mixta	M. oculata	M. mixta	M. oculata	M. mixta	M. oculata	M. mixta	M. oculata
0—10	0	0	0	0	0	0	0	0
10—15	0	0	0	2	0	2	0	2
15—20	0	0	0	4	2	0	0	0
20—25	0	0	4	2	2	0	0	0
25—30	0	0	2	2	4	2	0	0
30—35	0	0	0	2	2	0	4	0
35—40	8	0	0	0	0	0		

Наблюдается значительное сходство в продолжительности и сроках пелагической и придонной фаз распределения с тем, что было отмечено в открытом море в июле, причем в заливе это было прослежено не только на *M. mixta*, но и на другом массовом виде — *M. oculata* v. *relicta*.

Фаза придонного (дневного) распределения в Рижском заливе началась с 2 час. 30 мин. — 3 час., т. е. в те же часы, что и в июле в Балтике, но закончилась она несколько раньше, чем в открытом море — в 21 час. 30 мин. — 22 часа. Условия естественной освещенности в июне и в июле

можно принять одинаковыми. Поэтому некоторые различия в продолжительности и сроках пелагической и придонной фаз распределения в заливе и в море можно объяснить разницей прозрачности воды или другими причинами.

В августе продолжительность фаз пелагического и придонного распределения по сравнению с июнем — июлем заметно изменилась. В Рижском заливе (см. табл. 3) подъем мизид в верхние горизонты воды длился с 20 час. 30 мин. до 21 час. 18 мин., а опускание — с 3 час. 20 мин. до 3 час. 45 мин. Следовательно, в средних слоях воды мизиды в это время находились около 6,5 часа, а в придонном слое (дневное распределение) — 17,5 часа.

Большое число наблюдений за вертикальными миграциями мизид было проведено осенью, когда миграции проявляются наиболее четко. Данные осенних наблюдений дают представление о времени и сроках придонной и пелагической фаз распределения мизид. Результаты исследования большого количества осенних серий (см. табл. 4—6) позволяют сделать вывод, что подъем мизид в толщу воды в сентябре происходит в 19—20 часов, а в октябре в 18—19 часов; погружение в сентябре в 4—5 часов, а в октябре в 5—6 часов.

Суточные изменения численности мизид в планктоне Рижского залива (30 сентября—1 октября 1954 г.) приведены в табл. 4.

Таблица 4

Горизонты лоза в м	Виды мизид	Количество экземпляров в толще воды под 1 м ² при наблюдениях в часы							
		14—16	16—18	18—20	20—21	21—22	23—24	8—10	10—12
0—10	<i>Mysis mixta</i>	0	0	0	10	20	0	0	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Neomysis vulgaris</i> . . .	0	0	0	190	10	0	0	0
10—20	<i>Mysis mixta</i>	0	0	0	10	0	40	0	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	0	0	0	0	10	0	0
	<i>Neomysis vulgaris</i> . . .	0	0	0	130	0	0	0	0
20—30	<i>Mysis mixta</i>	0	0	0	60	40	30	50	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	0	0	0	10	130	130	0
	<i>Neomysis vulgaris</i> . . .	0	0	140	70	0	0	20	0
30—40	<i>Mysis mixta</i>	0	100	—	—	0	—	20	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	100	—	—	60	—	10	0
	<i>Neomysis vulgaris</i> . . .	0	130	—	—	0	—	0	0
Всего мизид в слое 0—40 м		0	330	140	470	140	210	230	0

Суточные изменения численности мизид в планктоне Рижского залива на глубине 43—39 м (20—24 сентября 1958 г.) даны в табл. 5.

Суточные изменения численности мизид в планктоне Рижского залива 11—16 октября 1950 г., по данным шести станций, приведены в табл. 6.

В табл. 7 даны суточные изменения численности мизид в планктоне Рижского залива (р-н Колки) 11—12 мая 1954 г.

Суммируя данные всех вертикальных серий, взятых с мая по октябрь, мы можем в первом приближении составить схему годовых изменений времени перехода мизид из придонной фазы в пелагическую

Таблица 5

Виды мизид	Количество экземпляров в толще воды под 1 м ² при наблюдении в часы							
	18-20	20-22	22-24	24-2	2-4	4-6	8-9	12-14
<i>Mysis mixta</i>	0	92	144	156	80	80	44	0
<i>Mysis oculata</i>	0	324	180	660	268	184	164	0
<i>Neomysis vulgaris</i>	0	8	8	20	28	8	8	0
Всего мизид	0	424	332	835	376	272	216	0

Таблица 6

Виды мизид	Количество экземпляров в толще воды под 1 м ² при наблюдении в часы									
	14-16	16-18	18-20	22-24	24-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10
<i>Mysis mixta</i>	0	4	42	76	52	120	66	56	71	0
<i>Mysis oculata</i>	0	2	22	144	60	12	36	11	1	0
<i>Neomysis vulgaris</i>	0	0	108	28	104	48	122	22	11	0
Всего мизид	0	6	172	248	216	180	224	89	83	0

Таблица 7

Горизонты лова в м	Виды мизид	Количество экземпляров в толще воды под 1 м ² при наблюдении в часы				
		22-23	24-1	4-5	11-12	22-23
0-10	<i>Mysis mixta</i>	0	0	0	0	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	0	0	0	0
10-20	<i>Mysis mixta</i>	0	30	0	0	0
	<i>Mysis oculata</i>	0	30	0	0	0
20-30	<i>Mysis mixta</i>	20	380	60	0	30
	<i>Mysis oculata</i>	80	190	280	0	10
	<i>Neomysis vulgaris</i>	0	10	0	0	0
30-38	<i>Mysis mixta</i>	0	0	40	0	10
	<i>Mysis oculata</i>	0	0	100	0	20
Всего мизид в слое 0-38 м . . .		100	630	480	0	80

(подъем в вечерние сумерки) и из пелагической в придонную (опускание в утренние сумерки) и соответственно изменений этих фаз по месяцам. Динамика основных показателей суточных вертикальных миграций *M. mixta* в Рижском заливе с мая по январь при безоблачной тихой погоде показана в табл. 8.

Таблица 8

Месяцы	Часы миграций		Продолжительность фаз в часах	
	подъем	погружение	ночная (пелагическая)	дневная (придонная)
Май	20—21	3—4	6—8	16—18
Июнь	21—22	2—3	4—6	18—20
Июль	21—22	2—3	4—6	18—20
Август	20—21	3—4	6—8	16—18
Сентябрь	19—20	4—5	8—10	14—16
Октябрь	18—19	5—6	10—12	12—14
Ноябрь	17—18	6—7	12—14	10—12
Декабрь	16—17	7—8	14—16	8—10
Январь	16—17	7—8	14—16	8—10

Примечание. Данные за декабрь и январь интерполированы. Ошибка не превышает $\pm 4'$ минут.

На ход вертикальных миграций мизид, продолжительность и сроки пребывания последних в двух основных фазах вертикального распределения влияет ряд физических и биологических факторов. Под воздействием этих факторов могут смещаться соответствующие показатели, приуроченные к определенным отрезкам времени. Особенно большое влияние на эти миграции (в смысле отклонения от нормы их сроков) оказывают факторы, прямо или косвенно уменьшающие естественную освещенность: облачность, туман, осадки, волнение моря, ледовый покров. Из факторов биологического порядка большое значение имеет возрастной состав мизид (молодь, как правило, всплывает выше и дольше находится в пелагической фазе, чем взрослые), а также интенсивность питания. Однако достоверными количественными показателями влияния указанных факторов на миграции мы еще не располагаем.

2. Скорость миграций. Способность мизид перемещаться в вертикальном направлении представляет практический интерес, так как переход мизид из пелагической фазы распределения в придонную и наоборот влияет на темпы вертикальных перемещений рыб, питающихся этими организмами. Исследования показали, что вертикальные миграции мизид совершаются не плавно, а рывками и переход из одной фазы суточного распределения в другую происходит в относительно короткий срок.

Данные вертикальных ловов показывают, что *M. mixta* в июне перемещалась из придонного слоя (61 м) до горизонта 10—20 м за 30 минут со средней скоростью 80—100 м в час, а в обратном направлении за 20—25 минут со скоростью до 120 м в час.

В Рижском заливе 14 августа подъем *Mysis mixta* из придонного слоя (35—40 м) до горизонта 10—15 м происходил в период с 20 час. 55 мин. до 21 час. 18 мин., а опускание с 3 час. 20 мин. до 3 час. 45 мин. (рис. 1).

Следовательно, подъем мизид на расстояние до 40—60 м от грунта происходит за 40—50 минут (в отдельных случаях до 25—30 минут), а перемещение в обратном направлении — за 30—40 минут. Это относится и к *M. mixta*, и к *M. oculata* var. *relicta*.

Таким образом, скорость вертикальных миграций балтийских мизид весьма значительна — до 1—1,4 м/мин (речь идет о скорости перемеще-

ния скоплений мизид, отдельные же особи перемещаются, очевидно, еще быстрее, особенно на небольшом расстоянии).

На большую относительную (удельную) скорость перемещения беспозвоночных при их вертикальных миграциях указывает ряд авторов. Так, по Богорову [1], *Eurytemora grimmeri* в Каспии мигрирует со скоростью 15 см в минуту, *Calanus* в районе Сан-Диего перемещается со скоростью не менее 20—30 см в минуту, а в районе Плимута — до 10 см в минуту [3]. По данным Харди и Бейнбриджа [13], *Calanus finmarchicus* за 2 минуты может показать скорость передвижения вверх 66 м/час и

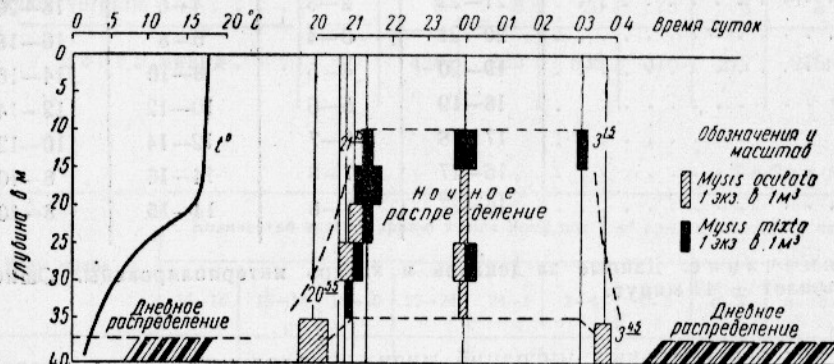


Рис. 1. Вертикальное распределение *Mysis mixta* и *Mysis oculata* var. *relicta* в Рижском заливе 14—15 августа 1957 г.

вниз 107 м/час, а в течение длительного времени, соответственно 15 и 47 м/час. Эуфаузида *Meganupectifanes* перемещается в течение длительного времени со скоростью около 130 м/час, а в короткое время — около 215 м/час; науплии *Calanus* в длительное время — 15 м/час, в короткое время — 23 м/час.

3. Распределение мизид в толще воды в ночное время. Общая зона распределения мизид в пелагиали может составлять по вертикали 60—80 м, в отдельных случаях 100—120 (и даже 160—180 м), но зона наибольшей концентрации («мизидная зона») занимает не более 10—15 м, а иногда всего 3—4 м. Реже эта зона бывает мало выражена, когда мизиды сравнительно равномерно распределяются в пределах 40—50 м.

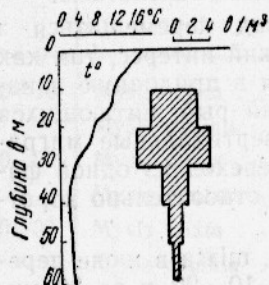


Рис. 2. Вертикальное распределение *Mysis mixta* в центральной Балтике (район Клайпеды) 14 июня 1955 г.

Летом (в июне—июле) на Балтике наибольшие концентрации мизид наблюдаются ночью в слое от 20 до 50 м, чаще всего в слое 20—30 м, т. е. в зоне температурного скачка или несколько ниже. В июле 1955 г. в открытом море максимальная численность *M. mixta* отмечена в слое от 20—30 м при температуре воды от 7,7° (20 м) до 4,9° (30 м); довольно значительное количество их было также в слое 10—20 м при температуре от 12,2 до 7,7° (рис. 2).

Очень четко мизидная зона была выражена 20 октября 1955 г. в районе Колки в Рижском заливе. Здесь была зарегистрирована максимальная концентрация мизид за все время наших исследований на Балтике (1946—1957 гг.) — 2560 особей под 1 м². Скопление состояло из трех видов: *Mysis mixta*—50,2%, *M. oculata relicta*—45,6% и *Neomysis*—4,2%. Основная масса была сосредоточена в слое от 28 до 30 м (глубина ме-

ста 41 м), что было установлено не только детальным обловом столба воды планктонной сетью, но и записью эхолота.

По данным совместных советско-финских океанографических исследований в 1956 г., большая численность мизид в июне 1956 г. наблюдалась в Ботническом заливе; в середине ночи в слое 0—50 м было до 894 *M. oculata relicta* и 298 *M. mixta* под 1 м². В середине дня (в 11 час. 30 мин.) наибольшие скопления мизид отмечены на глубине от 80 до 100 м.

Два самых массовых вида мизид открытых вод Балтики и ее больших заливов (Рижского, Финского и Ботнического)—*M. mixta* и *M. oculata relicta* относятся к балтийско-арктическому реликтовому комплексу. Представители этого комплекса размножаются в Балтике только зимой или преимущественно в холодную половину года. Исходя из этой эколого-географической особенности указанных видов мизид, можно было бы ожидать, что ночные миграции их из придонного слоя в толщу воды летом в условиях Балтики должны были бы ограничиваться зоной температурного скачка. В действительности же это не совсем так. Небольшая часть популяции обоих видов даже в середине лета всплывает до глубины 10—15 м, а в начале осени — до поверхности воды, где температура равна 14—16°. Хотя наибольшая концентрация этих видов летом и осенью в ночное время наблюдается в зоне температурного скачка, все же на миграцию мизид влияет не только градиент температуры, но и концентрация планктона, которым мизиды питаются.

Более детальные наблюдения показывают, что диапазоны миграций и положение зоны наибольшей концентрации у разных видов мизид различные. Из трех основных видов наиболее высоко поднимается ночью и образует самый высокий ярус ночного скопления (мизидную зону) прибрежный теплолюбивый вид *Neomysis vulgaris*, наиболее низко—самый холодноводный вид *M. oculata*. Эти различия четко выявляются в Рижском заливе осенью, когда все три вида встречаются здесь в большом количестве. Так, например, в сентябре—октябре 1954 г. ночью максимальная численность *Neomysis* была в слое 10—0 м, обоих видов *Mysis* — в слое 20—30 м, но *M. oculata* выше этого слоя почти не встречалась, в то время как *M. mixta*, наоборот, почти не встречалась ниже 30 м, а выше 20 м было 38% всей популяции. Вертикальное распределение этих видов ночью 25 сентября — 5 октября 1954 г. (средние данные) показано на рис. 3.

Днем мизиды распределяются над грунтом, они здесь также образуют определенную зону скопления. Летом в середине дня на глубинах до 50—60 м в центральной части моря *M. mixta* держится в придонном слое. В этих условиях больше всего приносит мизид трал Сигсби, облавливающий слой от 0 до 0,5 м от грунта. Сказанное относится к глубинам до 70—80 м в открытом море и до 30—40 м в Рижском заливе. На глубинах 80—100 м мизиды днем уже не так плотно прижимаются к грунту, а с дальнейшим увеличением глубины зоны их дневного скопления распределяются все дальше от грунта. В Рижском заливе на глубинах 40—50 м (в зоне центральной котловины) *Mysis mixta* и *Mysis oculata* днем в солнечную погоду выше 2—3 м от грунта не отрываются.

В настоящее время у нас еще нет достаточных данных, чтобы ука-

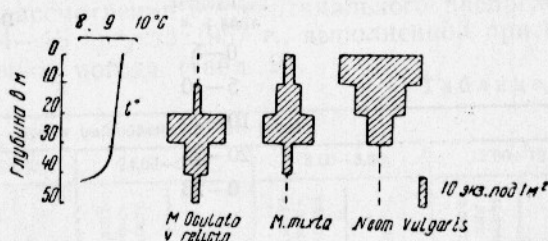


Рис. 3. Среднее вертикальное распределение основных видов мизид в Рижском заливе ночью в октябре 1954 г.

зять точно ту глубину, начиная с которой мизиды (*M. mixta* и *M. osculata*) в Балтике днем не опускаются до дна. Судя по тому, что на глубинах 120—140 м притраловая сетка, идущая на высоте около 3 м от грунта, приносит уже значительное количество мизид, а на глубинах 150—180 м они попадают в нижнем слое даже в планктонную сетку, можно предполагать, что на глубинах 120—150 м зона скопления мизид днем простирается на 2—3 м от грунта, а на глубинах 150—180 м — до 30 м от грунта.

ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ АМФИПОД

Из этого комплекса видов четкие вертикальные миграции совершают *Pontoporeia affinis*, *P. femorata*. Оба вида в течение всего года попадают как в донные орудия лова (дночерпатели, драги), так и в пелагические (планктонные сети), но в последние только ночью.

Амплитуда миграций этих рачков иногда достигает 100—150 м. Например, в Ботническом заливе в июне 1956 г. на глубине 195 м сетью Гензена было поймано в слое 100—0 м два экземпляра *P. affinis*. Гессле и Валлин [10] приводят факт поимки одного экземпляра *P. affinis* в Ландсортской котловине в слое 50—0 м при глубине станции 200 м.

Весной и летом большие миграции (с отрывом от грунта на несколько десятков метров) совершает незначительная часть популяции этих видов (не более 1%), осенью же мигрирует не менее 15—20%, а возможно и 50% популяции.

Так, например, в ноябре 1956 г. в Рижском заливе в районе о. Рухну планктонной сетью под 1 м² было поймано 893 особи. Хотя летом (с июня по август) в этом районе в некоторые годы плотность скопления понтопореи на дне достигала 7000 особей, но в ноябре в связи с интенсивным выеданием этого рачка рыбами летом и осенью мы больше 2000 особей на 1 м² не обнаруживали. В данном случае, судя по тому, что основная часть мигрирующих рачков концентрировалась в самом верхнем слое воды, можно предполагать, что в пелагиали находилось ночью до 50% популяции этого вида.

Ниже приводится вертикальное распределение *P. affinis* в пелагиали в Рижском заливе (район о. Рухну) 23 ноября 1956 г. время лова 19 час. 30 мин.—19 час. 40 мин.

Горизонты лова в м	Под 1 м ²
0—5	430
5—10	200
10—20	80
20—23	133
0—23	843

Повышенная активность вертикальных миграций понтопореи в осенне-зимний период делает ее более доступной для пелагических рыб. В Рижском заливе салака с ноября переходит на питание понтопореями. Так, в ноябре 1956 г. салака придонных концентраций, облавливаемая тралом у дна, на 80% питалась понтопореями (главным образом, *P. affinis*).

По данным Есперсена [11], сельдь в районе о. Борнхольма осенью и зимой питается преимущественно мизидами и амфиподами (*P. femorata*). В северной Балтике, особенно в Рижском и Финском заливах, этих рачков, кроме салаки, в большом количестве потребляет корюшка.

Характерно, что особенно большую миграционную активность проявляют зрелые самцы понтопореи. Это бросается в глаза по резкому преобладанию их не только в планктонных пробах, но и в желудках

салаки и корюшки. Сегестрелем (1938) на эту тему опубликовано специальное исследование: «Зрелые самцы *Pontoporeia affinis* как сезонный корм корюшки». В исследованных им желудках 82 корюшек (преобладающая длина рыб 15—19 см), собранных в ноябре 1931 и 1936 гг., в Финском заливе было обнаружено около 200 экземпляров этого рачка, т. е. в среднем по 25 рачков в одном желудке, причем от 90 до 97% их составляли зрелые самцы¹.

ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ КОПЕПОД

Из планктонных ракообразных Балтики суточные вертикальные миграции установлены для всех массовых видов: *Pseudocalanus elongatus*, *Limnocalanus grimaldii*, *Temora longicornis*, *Eurytemora hirundoides*, *Acartia bifilosa*, *A. longiremis*, *Centropages hamatus*.

Амплитуда миграций *Pseudocalanus elongatus* в Балтике составляет не менее 100 м, но различные возрастные стадии этого рачка мигрируют в разных слоях. Так, например, в южной Балтике в мае 1957 г. в середине ночи максимальная численность особей I и II копеподитных стадий наблюдалась в слое 0—10 м, III стадии — в слое 10—25 м, IV и V стадий — в слое 25—50, а VI стадии — в слое 50—100 (106) м. В середине дня I и II копеподитные стадии псевдокалянуса концентрировались в слое 25—50 м, а все остальные — в слое 50—100 м. Следовательно, основная часть популяции псевдокалянуса I и II копеподитных стадий мигрировала в глубинах от 0 до 50 м, III стадии — от 10 до 100—50 м; IV и V стадий — от 25 до 100—50 м и VI стадии — в пределах 100—50 м.

Limnocalanus grimaldii совершает суточные миграции в течение всего года. У этого вида, как и у псевдокалянуса, пределы миграции зависят от возраста. По данным Н. С. Хромова, в Рижском заливе в июле на станции с глубиной 31 м основная часть популяции II—IV стадий мигрировала в пределах от 10 до 25 м, особи V стадии — от 10 до 30 м и VI стадии — от 20 до 30 м.

В августе 1957 г. лимнокалянус (V—VI стадий развития) мигрировал в пределах всей водной толщи Рижского залива (0—50 м), однако основная часть популяции (более 80%) совершала миграции лишь в пределах глубин 30—40 (50) м. Более подробное представление о миграциях в августе взрослого (VI стадии) лимнокалянуса в Рижском заливе можно получить при рассмотрении его вертикального распределения на суточной станции 14—15 августа 1957 г., выполненной при безветренной и почти безоблачной погоде (табл. 9).

Таблица 9

Горизонты лова в м	Время наблюдений в час. и мин.									
	15.00—15.30		20.00—20.30		24.00—0.30		3.00—3.30		12.00—12.30	
	абсолют- ная чис- ленность	%	абсолют- ная чис- ленность	%	абсолют- ная чис- ленность	%	абсолют- ная чис- ленность	%	абсолют- ная чис- ленность	%
0—5	0	0	0	0	58	1,8	14	0,3	0	0
5—10	0	0	2	0,05	52	1,6	56	0,9	0	0
10—15	0	0	50	1,0	220	6,8	96	1,5	0	0
15—20	0	0	72	1,2	110	3,4	54	0,8	0	0
20—25	0	0	138	2,3	120	3,7	70	1,1	0	0
25—30	2	0,1	616	10,3	258	8,0	560	8,8	14	0,4
30—35	1164	39,9	1608	2,8	656	20,4	3246	51,6	66	1,8
35—40	1740	60,0	3460	58,4	1748	54,3	2192	35,0	3550	97,8

¹ У трех рыб в желудках было 125, 135 и 152 рачка.

В середине дня (12. 00.—12. 30. по таблице) 97,8% всей популяции лимнокалянуса находилось в придонном 5-метровом слое (40—35 м), а в середине ночи здесь оставалось лишь 54,3%. Таким образом, в рассматриваемые сутки 43,4% входящих в состав популяции лимнокалянусов совершали вертикальную миграцию. Значительная часть популяции (20,4%) мигрировала лишь от слоя 35—40 м до слоя 30—35 м. Выше 15 м от дна мигрировало 17,2% популяции, выше 25 м—10,2%, а выше 30 м—3,4%; в самом верхнем 5-метровом слое воды было 1,8% популяции.

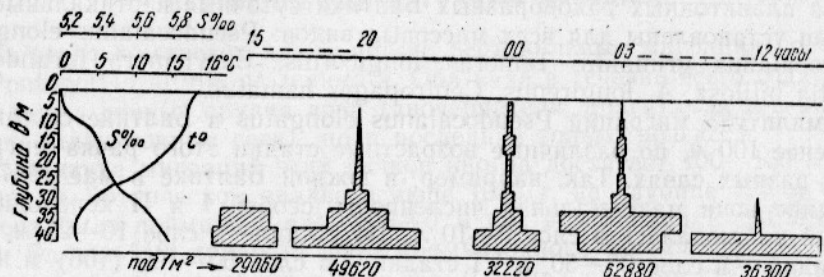


Рис. 4. Вертикальное распределение лимнокалянуса в Рижском заливе 14—15 августа 1957 г.

Подъем в середине ночи примерно 10% популяции лимнокалянуса в слой 0—15 м, где температура воды равна 16,6—17,6° (рис. 4), является примером постепенной адаптации этого арктического вида к условиям повышенной температуры вод Балтики, в частности Рижского залива, летом в верхнем 0—15 (20)-метровом слое воды. Подъем лимнокалянуса

в прогретые слои воды, несомненно, связан с поиском наиболее концентрированной пищи (микропланктона).

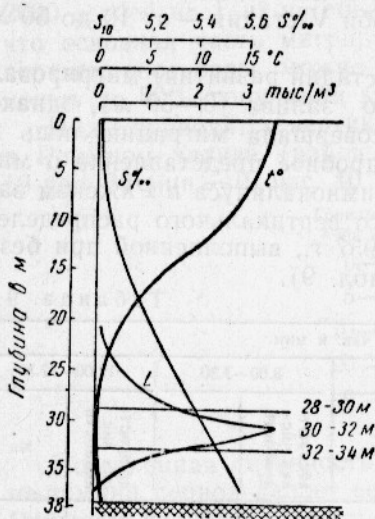


Рис. 5. Вертикальное распределение лимнокалянуса в Рижском заливе 14 июля 1957 г. в середине дня на станции 134.

Для более детального определения стратификации лимнокалянуса в июле 1957 г. на одной из центральных станций Рижского залива была взята серия с обловом столба воды через каждые 2 метра. Выяснилось (рис. 5), что в середине дня наибольшая концентрация лимнокалянуса была не у самого дна, а на 6—8 м выше, т. е. в слое от 30 до 32 м общей глубине на станции 38,5 м. У лимнокалянуса наблюдается микростратификация (резко выраженные различия в численности в пределах 2—4 м по вертикали). Так, например, численность лимнокалянуса в слое 30—32 м составляла 3800 особей на 1 м³, на 2 м глубже (32—34 м)—1505 особей, или 39% от численности его в слое 30—32 м, а в слое на 2 м выше (28—30 м) было 1530 особей на 1 м³, или 40% от численности в слое наибольшей плотности.

Причины микростратификации лимнокалянуса не выяснены. Вертикальный ход температуры и солености в зоне микростратификации имеет крайне малый градиент (см. рис. 5). Очевидно, эти факторы не влияют на микростратификацию лимнокалянуса. Более вероятно, что причиной этого является неравномерная освещенность воды или

изменение газового режима, что наблюдается нередко в придонных слоях водоемов.

Макрораспределение лимнокалянуса в Рижском заливе летом имеет две характерные особенности.

1. На всех глубинах основная часть популяции (более 60%) сосредоточена в придонном 10-метровом слое воды.

2. На глубинах меньше 25 м лимнокалянус отсутствует или встречается очень редко (несколько десятков на 1 м³); на глубинах более 30 м численность его быстро увеличивается по мере увеличения глубины (см. табл. 11).

Средняя численность и биомасса лимнокалянуса в Рижском заливе в августе 1957 г. приведены в табл. 10.

Таблица 10

Средняя глубина на станциях в м	Число станций	Количество лимнокалянуса под 1 м ² поверхности воды	Биомасса в г под 1 м ² поверхности воды
0-9	4	0	0
10-19	8	0	0
20-29	10	100	0,035
30-39	7	4 600	1,61
40-49	6	19 840	6,94
50-53	2	30 700	10,75

Эти особенности распределения лимнокалянуса — наиболее крупного и ценного в кормовом отношении представителя зоопланктона можно объяснить только усиленным выеданием его рыбами. В Рижском заливе на средних глубинах, где условия благоприятны для нормального развития лимнокалянуса (при хорошей обеспеченности пищей его здесь должно быть больше, чем в зоне наибольших глубин), летом в дневное время его сильно выедают салака, килька, корюшка и другие рыбы. В течение всего лета и осени лимнокалянус не размножается, поэтому с апреля—мая в его популяции происходят изменения в двух направлениях — увеличения численности (вначале абсолютной, а с июля—августа только относительной) старших возрастных групп и общего сокращения численности вследствие естественной смертности и выедания рыбами. В результате к августу сохраняется только небольшая часть популяции на глубине более 30 м, состоящая к концу этого месяца на 95—98% из взрослых особей и на 2—5% из особей V копепоидитной стадии.

Для характеристики интенсивности сезонных миграций лимнокалянуса в табл. 11 приведены данные вертикального распределения его в Рижском заливе (в %) весной, летом и осенью — ночью и днем.

Наиболее интенсивные миграции у лимнокалянуса наблюдаются осенью, летом они выражены слабо. Разница в количественном составе популяции в придонном слое днем и ночью, выраженная в процентах, служит показателем интенсивности миграции. Этот показатель можно выразить также в виде коэффициента. Таким образом, в конце мая интенсивность миграции для слоя 30—40 м определялась в 45% от всей популяции, что равнозначно коэффициенту 0,45; в середине августа интенсивность миграции была в два раза меньше — 23% (коэффициент 0,23), а в ноябре (от 17 час. до 21 часа) в придонном слое мигрировало 48% (коэффициент 0,48).

Таблица 11

Горизонты лова в м	26/V 1956	15/VIII 1957	21/IX 1957	26/V 1956	15/VIII 1957	21/IX 1957
	13 час. 30 мин.	12 час.	17 час.	23 час. — 23 час. 30 мин	24 час — 0 час. 30 мин.	21 час. — 21 час 30 мин.
0—10	7	0	4	21	3	50
10—20	16	0	11	24	10	44
20—30	21	2	37	44	12	6
30—40	56	98	48	11	75	0
	100	100	100	100	100	100

Усиление вертикальных миграций лимнокалянуса осенью по сравнению с миграциями летом и даже весной объясняется отсутствием в это время (с конца октября) в Рижском заливе вертикальной стратификации температуры.

Общий диапазон миграций *Temora longicornis* достигает 100—120 м, но главная часть популяции в течение суток мигрирует лишь в пределах 30—40 м. Весной в центральной Балтике основная часть популяции теморы держится днем на глубинах от 10 до 25 м, а ночью 95% ее численности сосредоточивается в самом поверхностном слое — от 0 до 10 м. В слое от 50 до 106 м днем находится почти пятая часть популяции (19,5%), а в середине ночи лишь 2%. На глубину свыше 50 м мигрируют преимущественно взрослые особи VI и частично V копепоидитных стадий.

Летом миграции теморы в слое от 0 до 50 м выражены так же четко, как весной.

В табл. 12 приведены данные вертикального распределения теморы (*Temora longicornis*) в центральной Балтике 15—16 июля 1949 г.

Таблица 12

Горизонты лова в м	Время наблюдений в час. и мин.							
	20.00—20.20		0.40—0.50		12.40—12.50		16.40—16.50	
	числен- ность в 1 м³	в %	числен- ность в 1 м³	в %	числен- ность в 1 м³	в %	числен- ность в 1 м³	в %
0—10	5160	89,0	11620	92,4	100	1,8	70	2,8
10—50	620	10,7	1020	7,6	5200	97,9	2410	95,2
50—75	20	0,3	0	0	10	0,3	50	2,0

Eurytemora hirundoides в основном мигрирует в 20—30-метровом слое воды. В Рижском заливе в мае и августе в середине ночи 96—98% общей численности особей популяции этого вида (все копепоидитные стадии) сосредоточиваются в самом верхнем слое воды (0—10 м), а в середине дня от 34% (в мае) до 50% (в августе) опускается на глубину от 10 до 30 м. В августе в дневное время в вертикальном распределении эвритеморы в Рижском заливе отмечено два подъема численности — один в слое 0—10 м (с максимумом в слое 5—10 м) и второй в слое от 20—30 м (с максимумом в середине дня в слое 25—30 м, а около

15 час. в слое 20—25 м), причем концентрация в слое 20—30 м в некоторые часы дня значительно превышает концентрацию в верхнем 10-метровом слое.

В табл. 13 приведены данные вертикального распределения эвритеморы (всех копеподитных стадий) в Рижском заливе 26—27 мая 1956 г.

Таблица 13

Горизонты лова в м	Время наблюдений в час. и мин.					
	20.00—21.30		23.00—23.30		13.00—13.30	
	численность в 1 м³	в %	численность в 1 м³	в %	численность в 1 м³	в %
0—10	5600	93	5300	96	4900	64
10—20	130	2	50	1	2550	34
20—30	300	5	0	0	100	1
30—40	0	0	190	3	100	1

В Каспии эвритемора (другой вид — *E. grimmeri*), по данным Богоро-за [1], мигрирует более интенсивно, чем в Балтике, и ее миграции простираются до глубины 83 м.

Вертикальные миграции *Acartia* как в центральной части Балтийского моря, так и в Рижском заливе выражены только в пределах 25—40 м и не так четко, как у других рассмотренных выше копепод. У этого вида иногда летом наблюдается ясно выраженная двуслойность стратификации. Так, например, 13—14 августа 1957 г. в Рижском заливе в середине ночи наибольшие скопления *Acartia* были в слое 0—5 и в слое 10—15 м, а в середине дня — в слое 5—10 и в слое 15—20 м.

По данным Гентшеля [14], в Фемарнбельте этот вид совершает четкие миграции в пределах верхних 10 м — максимальная численность половозрелых особей днем наблюдается на глубине 10 м, а ночью на глубине 5 м.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с вертикальными миграциями массовых видов копепод в Балтийском море наблюдаются большие суточные изменения кормового значения отдельных слоев воды (находящейся в этих слоях биомассы кормового планктона). О размере этих изменений можно судить по следующим данным. В Рижском заливе в августе 1957 г. днем (с 5 до 19 час.) 40% биомассы планктонных ракообразных было сосредоточено в придонном 10-метровом слое воды (от 30 до 40 м) и только 20% — в самом верхнем слое (от 0 до 10 м). Ночью, наоборот, 42% всей биомассы было в верхнем 10-метровом слое и 19% в придонном слое. Еще более резко эти изменения были выражены в южной Балтике в мае 1957 г. Так, на суточной станции в Гданьской котловине с 00 до 04 часа в верхнем 10-метровом слое биомасса кормового планктона составляла 63—70% биомассы всей водной толщи (0—106 м), а в слое от 50 до 106 м — лишь 1—5%, днем (в 12 час. — 12 час. 30 мин.) в верхнем слое было 7% всей биомассы, а в слое 50—106 м — 48%. Следовательно, изменения относительной величины биомассы в течение суток в слое 0—10 м достигают соотношения: 1:10, а в слое 50—106 м — 1:48.

Эти различия кормового значения разных слоев воды в течение суток будут еще более ясно выражены, если к биомассе кормового планктона присоединить биомассу мигрирующих мизид и амфипод.

Кроме ракообразных, в течение суток четкие вертикальные миграции совершают личинки и молодь рыб, а также взрослые рыбы, в том числе салака, килька и треска, что хорошо известно из практики рыболовства на Балтике.

Суточные вертикальные миграции планктонных и доннопланктонных ракообразных Балтики наиболее четко выражены у самых массовых видов копепод, мизид и амфипод, т. е. у того комплекса, который в совокупности составляет основу пищи всех главных промысловых рыб: кильки (копеподы и мизиды), салаки (копеподы, мизиды, амфиподы), корюшки (мизиды, амфиподы, копеподы), камбалы (амфиподы, мизиды), а также молодой и отчасти взрослой трески (мизиды, амфиподы), молоди сига (амфиподы) и т. д. Это является еще одним доказательством защитно-приспособительного значения вертикальных миграций у беспозвоночных, рассмотрению которых были посвящены специальные работы автора [5, 6]. Впервые эта точка зрения была высказана М. М. Кожовым [4].

Следует указать на факты, как будто ограничивающие данное положение или даже противоречащие ему. Это относится к ракообразным, которые играют важную роль в питании рыб, но не совершают вертикальных миграций. В Балтике к ним относится босмина (*Bosmina coregoni maritima*), очень сильно развивающаяся с июля по сентябрь.

В некоторые годы в центральном бассейне моря, а также в Рижском и Финском заливах в августе—сентябре босмина является основным кормовым объектом кильки и молодой салаки. Этот вид в самом верхнем слое иногда достигает огромной численности (до 70 тыс. особей на 1 м³), но суточных миграций не совершает.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Богоров В. Г., Суточная вертикальная миграция *Eurytemora grimmeri* в Каспийском море. Сборник, посвященный научной деятельности Н. М. Книповича, Пищепромиздат, 1939.
2. Боднек В. М., Зоопланктон средней и южной Балтики и Рижского залива. Труды ВНИРО, том XXVI, Пищепромиздат, 1954.
3. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I, издательство «Советская наука», 1951.
4. Кожов М. М., Животный мир Байкала, Иркутское обл. издательство, 1947.
5. Николаев И. И., Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение, «Зоологический журнал», том XXIX, 1950.
6. Николаев И. И., Суточные миграции водных организмов, журн. «Природа», 1952, № 3.
7. Сушкина А. П., Питание салаки Балтийского моря и Рижского залива. Труды ВНИРО, том XXVI, Пищепромиздат, 1954.
8. Халдинова Н. А., К вопросу о связи между распределением балтийской трески и ее питанием. Аннотации к работам, выполненным ВНИРО в 1955 г., изд. ВНИРО, сб. 5, 1957.
9. Apstein C., Lebensgeschichte von *Mysis mixta* Lillj. in der Ostsee. Wissensch. Meeresunters., Abt. Kiel, N.F. Bd. 9 1905.
10. Hesse Chr. och Vallin S., Undersökningar över plankton och dess Växlingar i Östersjön under åren 1925—27. — Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skr. N. S. Biol. L. Stockholm, 1929.
11. Jespersen P., The Food of the Herring in the Waters round Bornholm. Meddel. fra Kommiss. for Danmarks Fiskeri og havundersogelser, Ser. Plankton, Bind 3., N 2, 1936.
12. Segerstråle Sven G., Studien über die Bodentierwelt in südfinnlandischen Küstengewässern. Das reife *Pontoporeia affinis*. Männchen («P. Weltneri») als Saisonnahrung für Stint (*Osmerus eperlanus* L.), Societatis Scient. Fennica Commentat. Biolog. v. VII, N 3, 1937.
13. Hardy A. C. and Bainbridge R., Effect of pressure on the behaviour of decapod larvae (Crustacea), «Nature», 167, 1951.
14. Hentschel J., Verticale Wanderungen und unperiodische Schwinkungen des Copepodenplanktons in Femarnbelt, Juni/Juli 1936. Kieler Meeresforschungen, Bd 3, 1939.