

УДК 597.554.3.591.52

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA*

© 2011 г. М. И. Базаров

Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ, пос. Борок Ярославской области

E-mail:bazarov@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 28.02. 2011 г.

По материалам тралово-акустических съёмок выявлены различия в диапазоне суточных вертикальных перемещений леща *Aramis brama* в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах. Наблюданное поведение рыб связано со стратегией освоения нагульных биотопов. Предполагается, что нахождение в придонных слоях в условиях низкой температуры ориентировано на экономию энергозатрат.

Ключевые слова: суточные вертикальные миграции, лещ *Aramis brama*, Рыбинское и Иваньковское водохранилища.

Известно, что пелагические рыбы совершают суточные вертикальные миграции (Мантейфель, 1961, 1980; Зуссер, 1971; Pearre, 2003; и др.), во многом определяющие вертикальное распределение рыб в водоёмах. Значительно меньше сведений о вертикальных миграциях донных рыб во внутренних водоёмах и о причинах таких миграций (Денисов, 1978; Малинин, Базаров, 1983). При изучении распределения рыб континентальных водоёмов было установлено, что лещ *Aramis brama*, относящийся к группе типичных бентофагов (Житенева, 1958; Поддубный, 1971), в разных верхневолжских водохранилищах имеет неодинаковый диапазон вертикального распределения. Более поздние специальные исследования суточной динамики вертикального распределения леща (Малинин, Базаров, 1983; Малинин и др., 1996) показали, что взрослый лещ в Рыбинском водохранилище днём держится преимущественно в придонных горизонтах, — уловы пелагического трала, как правило, на один–два порядка меньше уловов донного. Гидроакустические съёмки на местах концентрации леща в целом подтверждают эти данные. Имеются заметные различия в вертикальном распределении леща в зависимости от размера рыб, времени суток и сезона. В Иваньковском водохранилище, судя по данным тралово-акустической съёмки на русло-вых участках, преобладают малоразмерные особи леща, которые в период нагула совершают типичные вертикальные миграции, отличные по массности проявления от таковых леща Рыбинского водохранилища.

На водохранилищах Днепра и Дона было обнаружено, что взрослые особи леща с наступлением сумерек поднимаются от дна в толщу воды, где находятся в течение всего тёмного периода

(Денисов, 1969). В первую очередь поднимаются мелкие экземпляры, позднее — крупные. Режим и темп этих миграций определяются продолжительностью светового периода суток. Наиболее интенсивные миграции происходят летом. Осенью скорость миграции снижается. Предполагается, что ночное пребывание рыб в верхних слоях воды (более тёплых, с хорошим кислородным режимом) способствует ускорению пищеварения (Brett, 1971; Крогиус, 1974). Зуссер (1971) не исключает также связь между подъёмом рыб в толщу воды и их сном. Таким образом, причины вертикальных миграций леща неоднозначны.

Анализируя причины вертикальных миграций, следует отдельно рассматривать два аспекта: факторы, которые стимулируют подъём и опускание животных, и биологические преимущества, которые получают животные благодаря этим миграциям (Виноградов, 1968).

Цель работы — изучить суточные вертикальные миграции разных размерно-возрастных групп леща в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах и определить биологические преимущества, получаемые лещом при миграции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в 1987–2007 гг. Пространственное распределение и плотность скоплений леща в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах изучали с помощью гидроакустического метода (Burczynski, 1982; Юданов и др., 1984). При этом использован комбинированный подход исследования пространственно-временной структуры рыбных скоплений, включающий проведение гидроакустических съёмок одновременно с траловыми и сетными на разных горизонтах, — тра-

Таблица 1. Вертикальное распределение леща *Abramis brama* в Рыбинском водохранилище, по данным тралово-акустических съёмок в июле 2004 г. (относительная численность, %)

Время облова, часы суток	Горизонт облова (расстояние от грунта, м)				
	0–2	2–4	4–6	6–10	10–14
2–4	54	34	5	5	2
6–8	93	6	1	0	0
10–12	89	8	2	1*	0
14–16	91	6	1	1*	1*
18–20	85	11	2	2	0
22–24	49	35	13	2	1

Примечание. За 100% принято общее число особей леща в столбце воды от дна до поверхности; * инвазированные лигулой особи леща.

лово-акустическая съёмка (Экологические факторы ..., 1993). При гидроакустических исследованиях использовали рыбопоисковый эхолот “Scipper-607” и научный эхолот EY-M (“SIM-RAD”) с эхоинтегрирующим комплексом СИ-OPC, позволяющим интегрировать сигналы от рыб по пяти горизонтам одновременно. Осуществляли сквозную калибровку аппаратуры по образцовому шару. Для детализации поведения рыб во время миграции на суточных станциях использовали эхолоты CVS-888 и CVS-203 (“KODEN”), имеющие цветной дисплей для оценки размера рыб по цветной шкале для эхосчёта. На основе данных, полученных методом геостатической интерполяции, строили батиметрическую карту участка, а также двухмерные диаграммы распределения леща на местах траления в водоёме (кридинг-метод). Полученные материалы анализировали с помощью программы “Surfer 8” (Штрик, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рыбинское водохранилище. В летнее время лещ, как правило, совершает нормальные суточные вертикальные миграции, чётко различимые по записям эхолота и по уловам на разных горизонтах. В Рыбинском водохранилище днём не всегда возможно визуально различить эхотметки от рыб и от дна. При этом в донном трале улов леща максимален, а в разноглубинном трале (в толще воды) в улове встречаются от 1 до 5 особей. Из этого следует, что днём основная масса леща держится непосредственно на грунте. Действительно, независимо от плотности скоплений леща ($700–1400$ экз/ км^2), максимум численности (80–90%) приходится на придонный горизонт, а по мере удаления от грунта численность рыб уменьшается (табл. 1).

Судя по размерному составу рыб из уловов по разным горизонтам, в толще воды в основном встречаются неполовозрелые особи, а у дна – все возрастные классы, с явным преобладанием половозрелых рыб (табл. 2). В дневное время в толще воды встречаются лещи, поражённые лигулой (*Ligula*) (табл. 1).

В июне–июле через 2–3 ч после захода солнца происходит вертикальное перераспределение леща относительно дна (рис. 1). Значительная масса рыб ночью поднимается от дна, а диапазон вертикального распределения рыб по сравнению с дневным увеличивается в два–четыре раза, охватывая нижние и средние слои воды. При этом большинство рыб держится в придонных слоях как на стратифицированных участках водоёма, где термоградиент между поверхностью и дном достигает $8–9^\circ\text{C}$, так и на прогреваемых или перемешиваемых участках, где термоградиент не превышает $2.0–2.5^\circ\text{C}$. В июле на одних участках, в частности в районе Городка (Главный плёс), лещ

Таблица 2. Размерный состав леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища на разном удалении от дна, по данным траловых контрольных уловов в ночное время в июле 2004 г.

Расстояние от грунта, м	Число рыб, экз.	Длина, см	
		min–max	$M \pm m$
3	545	12–41	28 ± 2.4
5	57	11–39	24 ± 4.3
7	41	10–31	18 ± 3.4
10	17	10–24	16 ± 2.1

Примечание. Здесь и в табл. 3: min–max – пределы вариирования показателя, $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка.

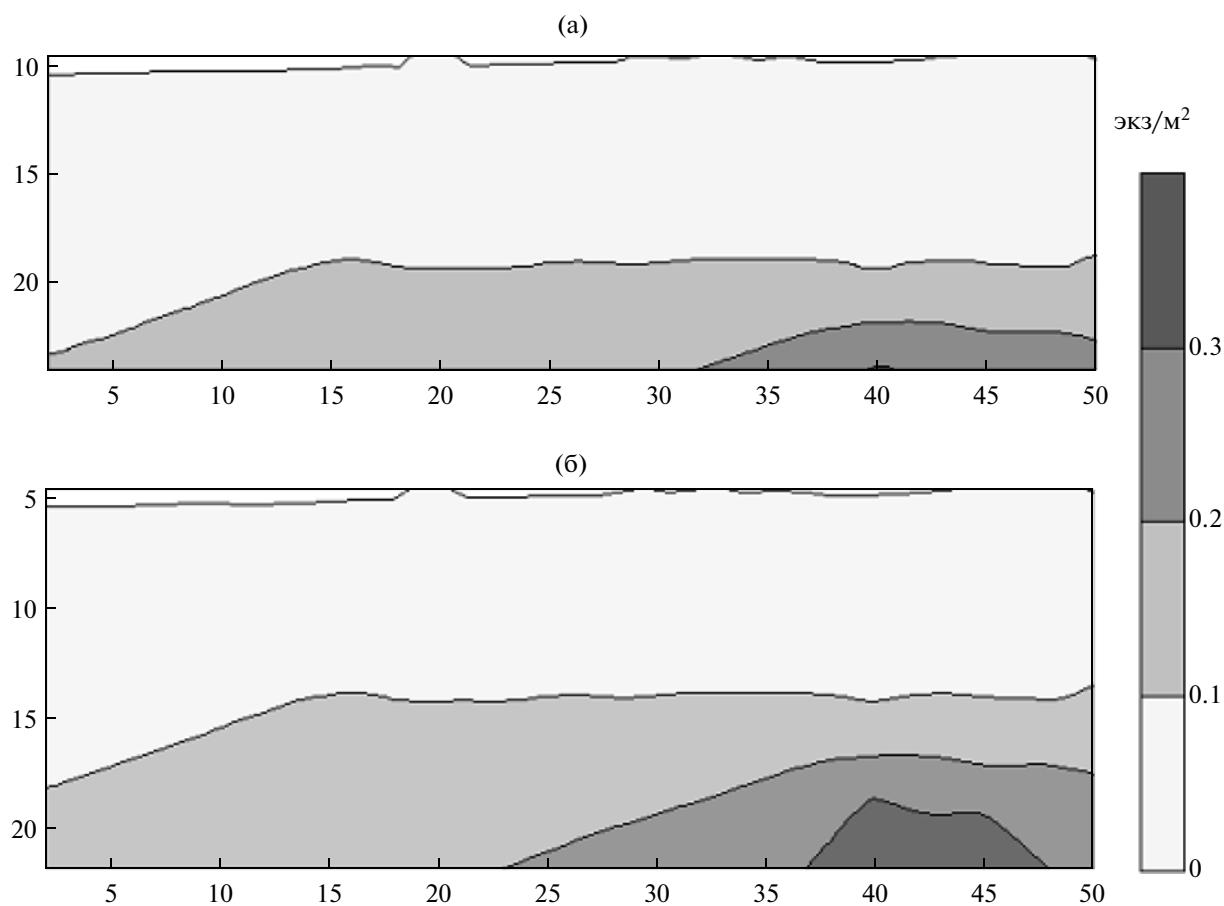


Рис. 1. Вертикальное распределение леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища днём (а) и в ночные время (б), по данным суточной станции 2003 г. (доля леща в общем улове — 99%). По оси абсцисс — глубина участка, м; по оси ординат — участки трансекты (общее расстояние 500 м).

нагуливается у дна при температуре воды 9–10°C, на других плёсах, например Волжском, — при 16–20°C. А в сентябре при понижении температуры верхних слоёв воды до 10–11°C лещ на русловых участках чаще поднимается вверх от дна и днём.

Иваньковское водохранилище. По данным траловых контрольных уловов в ночные время в июле 2001 г., как и в предыдущие годы (Малинин, Базаров, 1983), значительная масса леща в ночные времена

распределяется не только у дна, но и в 1–3 м от него (табл. 3). Непосредственно у дна сосредотачивается не более 60–70% особей. Особенно заметное увеличение диапазона вертикального распределения леща отмечается в сентябре, когда температура во всей толще воды составляет 9.3°C (гомотермия). В зоне слабого подогрева вод от Конаковской ГРЭС наблюдается термическое расслоение водной толщи с градиентом температуры между поверхностью и дном ~7–9°C. Однако распределение леща в этой зоне мало отличается от других участков водохранилища, где нет стратификации.

В июне–июле после захода солнца происходит ещё большее, чем в Рыбинском водохранилище, вертикальное перераспределение леща относительно дна. Ночью лещ встречается всюду от самого дна до слоя температурного скачка. Судя по уловам, выше слоя скачка проникают лишь единичные особи. Значительная масса леща ночью поднимается из придонных слоёв вверх на 5–7 м (рис. 2). Проявляется следующая закономерность: чем крупнее особи, тем на меньшее рассто-

Таблица 3. Размерный состав леща *Abramis brama* Иваньковского водохранилища на разном удалении от дна, по данным траловых контрольных уловов в ночные время в июле 2001 г.

Расстояние от грунта, м	Число рыб, экз.	Длина, см	
		min–max	$M \pm m$
3	82	16–38	22 ± 2.0
5	62	14–27	21 ± 2.3
7	17	15–26	17 ± 5.3
10	14	14–17	15 ± 4.1

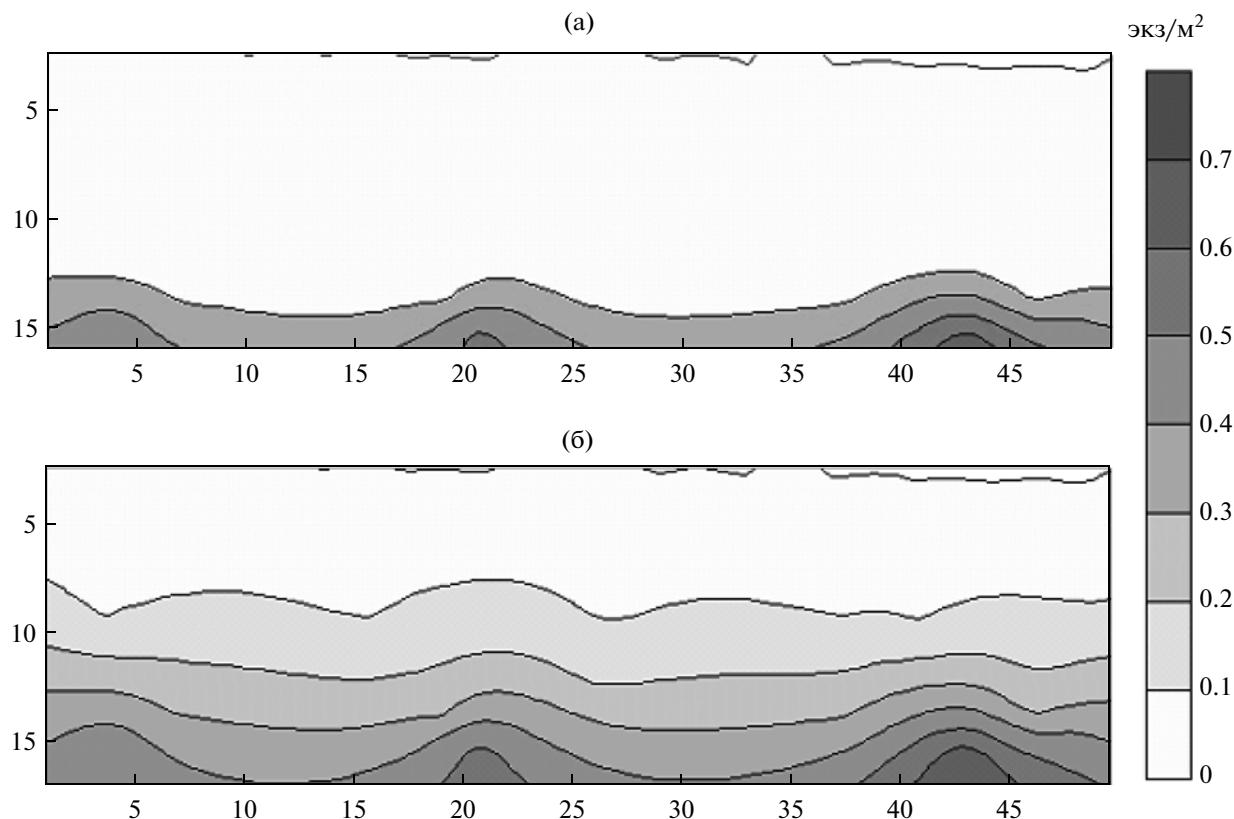


Рис. 2. Вертикальное распределение леща *Abramis brama* в русловой части Иваньковского водохранилища днём (а) и в ночное время (б), по данным суточной станции 2003 г. (доля леща в общем улове – 100%). По оси абсцисс – глубина участка, м; по оси ординат – участки трансекты (общее расстояние 500 м).

жение они поднимаются вверх. Не исключено, что многие особи старшего возраста (8 и более лет) вообще не покидают дна.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведённых исследований указывают на разный характер вертикального распределения леща в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах, что, возможно, обусловлено различиями структуры популяций вида в этих водоёмах. В толще воды в основном держатся особи меньшего размера (табл. 2, 3), т.е. относящиеся к младшим возрастным группам. В Иваньковском водохранилище в отличие от Рыбинского в популяции леща наиболее многочисленны младшие возрастные группы (Иваньковское водохранилище ..., 1978). В Иваньковском водохранилище в траловых уловах 82.4% составляют 2–5-летки, в то время как в Рыбинском 70.7% приходится на 7–11-летних рыб. Исходя из этого, относительно большая доля младших возрастных групп в популяции леща первого водоёма и обуславливает более широкий диапазон его вертикального распределения, чем во втором. Известно также, что Иваньковское водохранилище значительно

продуктивнее Рыбинского как по бентосу, так и по зоопланктону (Иваньковское водохранилище ..., 1978). Вместе с тем следует отметить, что в отдельные периоды, например во время массового вылета хирономид, лещ в Рыбинском водохранилище также широко распределяется в толще воды, но это увеличение амплитуды миграции – явление временное и нехарактерное для всего нального периода.

Вертикальное распределение леща зависит и от сезона. Когда температура поверхностных слоёв воды снижается до 9–10°C, лещ чаще отходит от дна. Это явление может быть связано с началом его перемещений на зимовальные участки (Поддубный, 1971). В то же время, как отмечает Максимова (1974), осенью в Иваньковском водохранилище снижается биомасса бентоса и 4–5-летки леща вынуждены переходить на питание зоопланктоном, что обуславливает перераспределение леща в толще воды.

В водохранилищах Чехии с большими глубинами (до 60 м) и крутыми каменистыми склонами лещ обитает в пелагической зоне от 0 до 6 м и совершает нормальные суточные вертикальные миграции, питаясь зоопланктонными организмами.

Ночные сетные уловы этого вида максимальны у поверхности воды (Vašeka et al., 2009).

Известно, что в нагульных скоплениях леща Рыбинского водохранилища по масштабам перемещений и спектру питания выделяют две группы особей: оседлые и номадные (Малинин и др., 1990). Для номадных особей характерен более широкий спектр питания с включением в него зоопланкtonного компонента. Эти особи для питания используют не только глубоководные биотопы русел, но и осваивают литоральные участки, перемещаясь с русла на пойму в течение суток, осуществляя таким образом суточную горизонтальную миграцию. Вполне вероятно, что мигрирующие в толщу воды лещи используют подъём в верхние слои воды для перемещения на другие кормовые участки, питаясь в это время мигрирующим зоопланктоном.

При вынужденном голодании в условиях экспериментального термоградиента у молоди леща и плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища зона предпочтаемой температуры смещается в сторону низких значений, но после возобновления кормления возвращается к исходному диапазону (Базаров, Голованов, 1981, 2000). Поэтому существует возможность использования исследуемыми видами рыб тёплых поверхностных вод в нагульный период для ускорения процессов пищеварения в верхних слоях воды и снижения энергозатрат в нижних более холодных водах, как это происходит у нерки *Oncorhynchus nerka* и бычка *Cottus extensus* (Brett, 1971; Крогиус, 1974; Nevgeman, Wurtsbaugh, 1994).

Характер питания рыб может определять тип суточных вертикальных миграций (Konstantinov, Turuk, 1968). Например, треска *Gadus morhua* при питании активно плавающей добычей (сельдь *Clupea harengus*, мойва *Mallotus villosus*) совершает нормальные вертикальные миграции, но, переходя на питание малоактивными придонными организмами (песчанка *Ammotretis marinus*), меняет тип суточных перемещений на обратный, т.е. в ночное время встречается в придонных горизонтах, а днём — в толще воды. Посредством улова донным тралом была установлена положительная зависимость жирности рыб от нахождения их в определённых слоях воды: особи с минимальным жировым запасом чаще совершают регулярные суточные вертикальные миграции, в отличие от “жирных рыб”, обитающих на дне (Turuk, 1973).

В заключение можно отметить, что различия в вертикальных миграциях у леща в исследованных водохранилищах, по-видимому, связаны со стратегией освоения нагульных биотопов. Для особей популяции леща со смешанным типом питания в Рыбинском водохранилище характерен нормальный тип суточных вертикальных миграций с широким диапазоном вертикальных перемещений,

связанный и с горизонтальными перемещениями, а для особей с узким бентосным типом свойствен небольшой диапазон вертикальных миграций. Для леща Иваньковского водохранилища, где доля питающихся зоопланктоном особей больше, характерен нормальный тип суточных вертикальных миграций при максимальном диапазоне перемещений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базаров М.И., Голованов В.К. 1981. Влияние голодания на избираемые температуры леща, плотвы и окуня // Информ. бюл. Биология внутр. вод. № 50. Л.: Наука. С. 42–45.
- Базаров М.И., Голованов В.К. 2000. Влияние голодания на термопреферендум молоди леща в длительном эксперименте // Тез. докл. IX Всерос. конф. “Экологическая физиология и биохимия рыб”. Т. 1. Борок. С. 18–21.
- Виноградов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 320 с.
- Денисов Л.И. 1969. Вертикальные суточные миграции рыб в водохранилищах // Рыб. хоз-во. № 11. С. 12–13.
- Денисов Л.И. 1978. Рыболовство на водохранилищах. М.: Пищ. пром-сть, 282 с.
- Житенева Т.С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. // Тр. Биол. ст. “Борок”. Вып. 3. С. 259–273.
- Зуссер С.Г. 1971. Суточные вертикальные миграции морских планктоноядных рыб. М.: Пищ. пром-сть, 224 с.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. 1978. Л.: Наука, 304 с.
- Крогиус Ф.В. 1974. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. Т. 90. С. 39–48.
- Максимова Г.Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Иваньковского и Угличского водохранилищ // Рыбное хозяйство Калининской области. М.: Москов. рабочий. С. 17–19.
- Малинин Л.К., Базаров М.И. 1983. О вертикальном распределении леща в период нагула // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 48. С. 142–150.
- Малинин Л.К., Кияшко В.И., Линник В.Д. 1990. Экологическая дифференциация нагульных скоплений леща // Там же. Вып. 60 (63). С. 23–37.
- Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д. 1996. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // Докл. II Всерос. совещ. “Поведение и распределение рыб”. Борок. С. 103–119.
- Мантайфель Б.П. 1961. Вертикальные миграции морских организмов // Тр. ИМЖ. Вып. 39. С. 5–46.
- Мантайфель Б.П. 1980. Экология поведения животных. М.: Наука, 220 с.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.
- Штрик В.А. 1999. Применение MS Excel 7.0 и Surfer 6.0 с элементами программирования на Visual Basic for Applications для создания базы данных по прибрежной

- морской растительности Южного Сахалина // Тр. ЗИН РАН. Т. 278. С. 125–126.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. 1993 / Под ред. Поддубного А.Г. СПб.: Гидрометеоиздат, 336 с.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. 1984. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: ВНИРО, 124 с.
- Brett J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zool. V. 1. № 1. P. 99–113.
- Burczynski J. 1982. Introduction al uso de sistemas sonaz para la estimacion de la biomassa de peces FAO. Doc. Tecn. de Pesca. Rome. № 191. Rev. 1. 74 p.
- Konstantinov K.G., Turuk M.N. 1968. Two types of cod daily vertical migrations // Mater. Rybokhoz. Issled. Ser. Bass. V. XI. P. 105–110.
- Neverman D., Wurtsbaugh W.A. 1994. The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus* // Oecologia. V. 98. P. 247–256.
- Pearre S. 2003. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences // Biol. Rev. V. 78. P. 1–79.
- Turuk T.N. 1973. Diurnal periodicity of feeding and vertical migrations of cod (*Gadus morhua* L.) in the Labrador and Newfoundland waters // Vopr. Ikhtiol. V. 13. P. 328–343.
- Vašeka M., Kubera J., Čechá M. et al. 2009. Diel variation in gillnet catches and vertical distribution of pelagic fishes in a stratified European reservoir // Fish. Res. V. 96. P. 64–69.