

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ГИДРОБИОНТОВ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ оз. БАЙКАЛ

© 2019 г. В. В. Тахтеев^{1,*}, Д. Ю. Карнаухов¹, Е. Б. Говорухина¹, А. С. Мишарин¹

¹Иркутский государственный университет, ул. Карла Маркса, д. 1, Иркутск, 664003 Россия

*e-mail: Amphipoda@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.12.2017 г.

После доработки 14.03.2018 г.

Принята к публикации 05.04.2018 г.

Представлены результаты исследований структуры и обилия ночного миграционного комплекса с помощью планктонной сети и видеотехники в нескольких районах оз. Байкал, различающихся по абиотическим условиям — температуре воды, гидродинамическим воздействиям и подводным ландшафтам; показана его локальная специфичность. При наблюдении с искусственным освещением численность амфипод в кадре на первых минутах возрастает, затем обычно несколько снижается. Обоснована целесообразность применения подводных видеонаблюдений НМК в экологическом мониторинге, приведены соответствующие методические рекомендации.

Ключевые слова: Байкал, амфиподы, рыбы, суточные вертикальные миграции, ночной миграционный комплекс, подводные видеонаблюдения, экологический мониторинг

DOI: 10.1134/S0320965219020141

ВВЕДЕНИЕ

Разработка методов экологического мониторинга крупных водных экосистем — одна из актуальных задач фундаментальной науки и природоохранной политики. По геолого-геоморфологическим, гидрологическим, гидрофизическим, по структурным и функциональным особенностям экосистемы оз. Байкал сравнимо с “океаном в миниатюре”, и поэтому проводимые на нем исследования могут быть модельными не только для других крупных озер, но и морских водоемов.

Впервые регулярные мониторинговые наблюдения за пелагическими сообществами озера организованы в 1945 г. в районе Байкальской биостанции Иркутского государственного университета [24]. Разработка концепции комплексного экологического мониторинга оз. Байкал началась в последней трети XX в. в связи со строительством Байкальского целлюлозно-бумажного комбината [6]. Однако долговременный мониторинг важен для решения как прикладных, так и фундаментально-научных задач, т.е. не только для отслеживания влияния антропогенных факторов (*импактный* мониторинг), но и выявления изменений в экосистемах крупных озер и морей под влиянием естественных процессов (*базовый* мониторинг).

Познание суточных, сезонных и многолетних изменений в экосистеме, закономерностей ее эволюции требует организации сети комплекс-

ных мониторинговых станций в разных районах озера. Для проведения наблюдений необходимо использование различных дистанционно работающих датчиков: эхолотов, измерителей скорости и направления течений, скорости звука, температуры, плотности, электропроводности, прозрачности воды и др. Современные информационные технологии позволяют создать для сбора и обработки поступающих массивов данных компьютерную информационную систему [7].

Такая система может и должна включать данные наблюдений также за биотическими компонентами. Проведение мониторинга планктонных сообществ затруднено из-за динамики водных масс. Поэтому для формирования картины долговременных и даже кратковременных изменений в пелагиали требуются многолетние наблюдения. Проведение регулярного мониторинга сообществ зообентоса также трудоемкое и затратное занятие, требующее привлечения водолазов-исследователей и когорты таксономистов [17] и обычно затягивающееся на годы. При “слепых” сборах дночерпателями и водолазами велика роль фактора случайности из-за большой пестроты микробиотопов на дне озера, особенно в литоральной и сублиторальной зонах. Кроме того, необходимо учитывать суточные, сезонные и межгодовые изменения в бентали, взаимодействие донных и пелагических биоценозов.

Очевидно, для крупных водных экосистем необходимо сочетание традиционного полевого

сбора материала с современными дистанционными методами, позволяющими описывать подводные ландшафты и миграционные скопления гидробионтов [1, 5, 9, 13, 18]. Эти методы перспективны для оз. Байкал. Так, интересные особенности суточной динамики пелагических и донных обитателей озера выявлены при использовании гидроакустической аппаратуры [10, 27, 29 и др.] и систем для подводной видеосъемки [16, 19, 28].

Необходимо определить “ключевые”, наиболее показательные и достаточно экономичные параметры для регулярных мониторинговых работ. Одним из таких информативных показателей может служить структура ночного миграционного комплекса (НМК), возникающего в прибрежной пелагиали при взаимодействии донных и пелагических сообществ [12, 16]. Формирование НМК основано на явлении суточных вертикальных миграций (СВМ) части организмов зообентоса в ночное время в водную толщу, к которым добавляются истинные, легко узнаваемые пелагиобии, поднимающиеся из более глубоких слоев в поверхностные. В совокупности все эти организмы и формируют НМК.

Для изучения структуры НМК можно использовать дистанционные подводные видеонаблюдения. Метод имеет ряд преимуществ перед традиционными гидробиологическими сборами, однако для внедрения его в практику мониторинга необходимо выявить зависимость состава и структуры НМК от основных абиотических факторов и особенности поведения гидробионтов в условиях искусственного освещения. Также требуется выбрать сеть реперных мониторинговых точек на оз. Байкал с контрастными, существенно различающимися ландшафтно-биотическими условиями. Для наземных экосистем Байкальского региона такая сеть уже предложена на основе картографического метода [14].

Цель работы – описать закономерности формирования ночного миграционного комплекса прибрежной зоны оз. Байкал с учетом абиотических условий, взаимного влияния основных групп его фауны и обосновать целесообразность внедрения наблюдений за НМК в практику экологического мониторинга крупных водоемов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представлены результаты исследования НМК в различных районах оз. Байкал с 1999 по 2015 гг. СВМ бентосных амфипод оз. Байкал сначала изучали с применением планктонных сетей, дночерпателей, конусных ловушек для всплывающих животных [3, 11, 16]. Затем стали использовать дистанционную подводную видеосистему, позволяющую описывать подводные ландшафты и суточную динамику прибрежных сообществ. Конструкция ви-

деосистемы, применявшейся в 2002–2011 гг., имела герметичный бокс, в который помещали видеокамеру с дополнительным широкоугольным объективом, увеличивающим ширину обзора [15].

С 2013 г. применяли новую видеосистему с легким кабелем и видеорегастратором, имеющим увеличенный угол обзора [25]. Сигнал от видеобокса передавался по кабелю на поверхность. Его записывали на палубе, затем на встроенную в видеосистему флэш-карту, а на палубе вели лишь прямую трансляцию для корректировки положения камеры и непосредственного наблюдения ландшафтов и миграций. Съемку проводили с использованием искусственного света (две галогеновые лампы мощностью 75 Вт каждая). Дальность “видения” была ~3–4 м.

Для сопоставимости данных в различных участках озера съемку проводили на пологой прибрежной мелководной платформе до глубины 10–15 м, удобную для якорных стоянок судов. Структура НМК на мелководной платформе и над более глубоким и крутым подводным склоном, как выяснилось, существенно различается. Выбирали участки, с сопоставимыми глубинами, но различные по лимнологическим характеристикам: подводному ландшафту, температурному и гидродинамическому режиму, уклону дна, степени влияния открытого оз. Байкал (табл. 1). На основе этого подхода было выбрано девять модельных точек (рис. 1). Эпизодические наблюдения проводили и на других точках для анализа возможностей расширения реперной сети.

Подводные видеонаблюдения и отбор проб осуществляли в ходе экспедиций на НИС “Профессор Тресков” и “Профессор Кожов” (июнь 2002 г., октябрь 2004 г., июнь–июль 2006 г., октябрь 2013 г., июнь–август 2014 г.), а также на точке 5 в районе Байкальской биостанции Иркутского государственного университета (бухта Большие Коты) в летний период (июль 2003–2005 и 2009 гг.) и в подледный период (февраль–март 2009, 2010, 2012 и 2014 гг.). Кроме того, использованы материалы по структуре НМК бентосных амфипод, полученные в другие годы без применения видеоконтроля.

В ходе работ в интервале с 0:00 до 3:00 ч на якорных стоянках или со льда на глубинах от 2.5 до 38 м проводили тотальный облов водного столба сетью Джеди (входное отверстие 37.5 см). По возможности параллельно отбирали пробы дночерпателем для выяснения состава видов, остающихся на дне. Затем на этой же глубине вели видеонаблюдения. Видеосистему опускали в придонный слой воды и удерживали на время съемки 10–20 мин для выявления картины формирования НМК.

По окончании съемки возле дна начинали постепенный подъем видеосистемы. Через каждый

Таблица 1. Основные ландшафтно-лимнологические характеристики литоральной зоны (0–15 м) различных участков оз. Байкал

Параметр	Прибрежно-соровая зона	Приустьевый участок реки	Открытая часть оз. Байкал	
			бухта	мыс и банка
Температура (июнь)	Высокая (10–25°C)	Довольно высокая (8–18°C)	Низкая (2–4°C)	Низкая (2–4°C)
Преобладающие грунты	Илы, заиленные пески	Илы, заиленные пески	Камни, чистые пески	Камни, чистые пески
Уклон дна	Пологий	Пологий	Крутой, с узкой абразионной платформой	Пологая отмель разной ширины, далее крутой склон
Воздействие волнения	Очень слабое	Значительное	Значительное	Наиболее сильное
Скорость течения	Почти отсутствует	Существенная	Незначительная	Существенная
Исследованные районы*	4, 7	6	1, 5, 8, 9, 10, 14	2, 3, 11, 12, 13

Примечание. * Номера точек на рис. 1.

метр ее останавливали на 1 мин и снова проводили съемку для оценки распределения скоплений мигрантов в различных горизонтах водной толщи.

Обилие организмов НМК из сетных уловов учитывали по стандартной гидробиологической методике с расчетом числа экземпляров на 1 м² и 1 м³; при обработке видеозаписей – по авторской методике, путем подсчета числа экземпляров амфипод и рыб на экране при остановке записи через каждые 5 с, в так называемых “стоп-кадрах”. За одну минуту, таким образом, обсчитывали 12 стоп-кадров, вычисляли среднее число животных в стоп-кадре для каждой минуты и его ошибку. Затем по усредненным данным строили графики динамики численности мигрантов в кадре за все время съемки.

Такой подсчет, разумеется, не позволяет оценить в абсолютных величинах плотность животных в единице объема воды, но дает возможность сравнительного анализа их миграционной активности.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обобщенные данные о качественном составе НМК за годы наших наблюдений собраны в табл. 2. В оз. Байкал ночью в пелагиаль в массе поднимались донные ракообразные – амфиподы (Amphipoda), гарпактициды (Copepoda, Harpacticoida) и молодь донных рогатковидных, или коттоидных рыб (Scorpaeniformes, Cottoidei). Временные пелагические скопления донных животных смешивались со скоплениями истинных пелагиобийонтов: веслоногого рачка эпишуры (*Epischura baikalensis* Sars), коловраток, пелагической амфиподы макрогектопуса *Macrohectopus branickii* (Dybowsky), молоди пелагических коттоидных рыб – желтокрылок и длиннокрылок (*Cottocomephorus* spp.), голомянок (*Comephorus* spp.) и др.

По данным сетного облова, в ночное время в пелагиали открытого холодноводного оз. Байкал над литоралью и сублиторалью наиболее обильно представлены ракообразные – пелагическая эпишура и всплывшие бентосные амфиподы (табл. 3). Во многих районах озера в летнее время обильно присутствуют молодые экземпляры вида *Echiurops smaragdinus* (Dyb.); взрослых особей отлавливают только зимой. Нередко очень обильные скопления образуют полупелагические формы *Micruropus wohlii wohlii* (Dyb.) и *M. wohlii platycercus* (Dyb.). В миграционных скоплениях регулярно присутствуют виды родов *Micruropus*, *Pseudomicruropus*, *Echiurops*, *Eulimnogammarus*, *Poekilogammarus*, вид *Baikalogrammarus pullus* (Dyb.), мелкая молодь *Pallasea cancellus* (Pallas) и *P. cancelloides* (Gerstfeldt); другие роды встречаются значительно реже. В летних миграционных скоплениях неполовозрелая молодь преобладает у наиболее массовых видов амфипод [3]. Помимо *E. smaragdinus* и *P. cancelloides*, к таким видам относится *Eulimnogammarus cyaneus* (Dyb.).

Наиболее высокая миграционная активность наблюдалась в промежутке с 0:00 до 3:00 ч. С наступлением рассвета (вне зависимости от времени года) СВМ полностью прекращались. Влияние лунного света на амфипод-мигрантов неоднозначно. Два месячных цикла наблюдений в летний период 2004 и 2005 гг. показали, что свет полной Луны оказывает рассеивающее действие на миграционные скопления, однако частичный лунный диск не имеет особого влияния.

Из других организмов бентоса в составе НМК открытой части оз. Байкал регулярно встречались гарпактициды.

Иная картина была характерна для хорошо прогреваемых районов оз. Байкал – приустьевых участков рек, мелководных заливов и хорошо укрытых

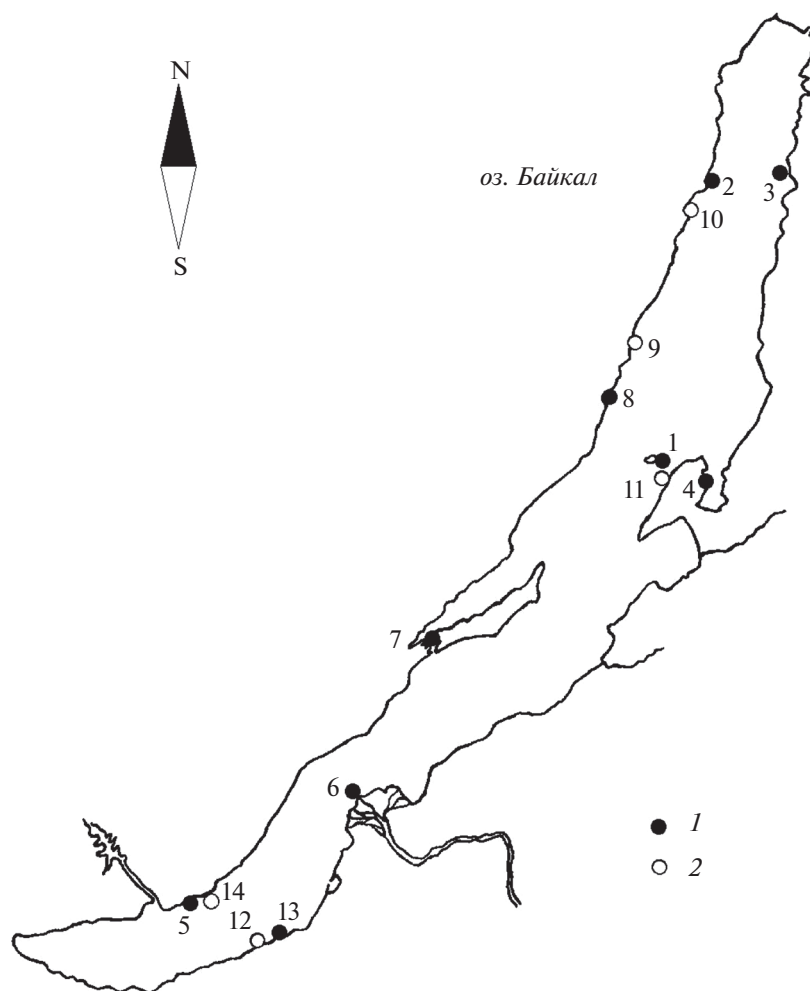


Рис. 1. Пункты подводных видеонаблюдений за ночным миграционным комплексом на оз. Байкал. Точки неоднократных наблюдений (1): 1 – о. Большой Ушканий, бухта Пешерка, 2 – мыс Котельниковский, 3 – мыс Омогачан, 4 – Чивыркуйский залив, бухта Змеиная, 5 – бухта Большие Коты, 6 – напротив дельты р. Селенга, у протоки Харауз, 7 – пролив Ольхонские ворота, бухта Харин-Ирги, 8 – бухта Солонцовая, 13 – напротив пос. Ключевка; точки однократных наблюдений в 2013–2014 гг. (2): 9 – между мысами Южный и Средний Кедровыми, 10 – бухта Болсодей (Баргунда), 11 – у п-ва Святой Нос, севернее мыса Маркова, 12 – севернее пос. Мишиха, напротив горы Коврижка, 14 – напротив пади Нижняя.

бухт (для так называемой прибрежно-соровой зоны). Напротив дельты р. Селенга – крупнейшего притока озера – преобладала пелагическая эпишура; обилие амфипод в разные годы было небольшим. В Чивыркуйском заливе (точка 4 на рис. 1) из мейофауны наиболее обильны были циклопы, из макробеспозвоночных – бентосные амфиподы (табл. 3), причем их количество было очень высоким. Единично присутствовали клadoцеры. В бухте Харин-Ирги (точка 7 на рис. 1) мейофауна была представлена эпишурой и в меньшей мере – гарпактицидами и циклопами. Очевидно, в этой бухте сильнее сказывается влияние открытой части оз. Байкал, чем в Чивыркуйском заливе.

Пелагический бокоплав обычно избегает выхода на мелководные участки с глубинами <100 м [10]. Однако после штормовых сгонов поверх-

ностных вод и подъема к поверхности глубинных водных масс (прибрежный апвеллинг) в ночное время он встречался вплоть до уреза воды. Так, присутствие макрогектопуса в составе МК четко было заметно на видеозаписи, сделанной в ночь 5–6 октября 2004 г. с северной стороны мыса Котельниковский на глубине 7 м после сильного шторма накануне, 4–5 октября. Случаи выхода макрогектопуса в небольшом количестве на мелководную платформу при достаточно высокой температуре воды (14.4–15.8°C) неоднократно были отмечены у восточного побережья Южного Байкала (точки 12 и 13 на рис. 1). Так, в ночь 4–5 августа 2014 г. его среднее обилие напротив пос. Ключевка в придонном слое на глубине 14.2 м было 0.23 ± 0.03 экз./стоп-кадр за 16 мин наблюдения [25].

Таблица 2. Качественный состав ночного миграционного комплекса в прибрежной пелагиали оз. Байкал

Бентосная группа	Пелагическая группа
Массовые группы	
1. Донные амфиподы (Amphipoda)	1. Эпишура <i>Epischura baikalensis</i> Sars (Calanoida)
2. Гарпактициды (Harpacticoida)	2. Молодь рыб родов <i>Cottocomephorus</i> , <i>Comephorus</i> и др.
3. Молодь донных коттоидных рыб (Cottoidei)	3. Коловратки (Rotifera)
	4. Циклоп <i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg (Cyclopoida)*
Малочисленные группы	
1. Личинки и куколки хирономид (Chironomidae)	1. Пелагический бокоплав макрогектопус <i>Macrohectopus branickii</i> (Dyb.) (Amphipoda)
2. Олигохеты (Oligochaeta)	2. Ветвистоусые рачки (Cladocera)
3. Донные циклопы (Cyclopoida)	

*Только в заливах; в прибрежной пелагиали открытой части оз. Байкал как массовый вид в материалах не представлен.

Искусственный свет, безусловно, привлекает как амфипод, так и молодь рыб. С включенными прожекторами количество мигрантов перед объективом камеры превышало таковое в режиме “ночного видения” в десятки и даже в сотни раз [15].

В 2013–2014 гг. число привлеченных мигрантов в отдельных районах достигало экстремальных значений – 80–145 экз./стоп-кадр. Но состав НМК все равно оставался специфичным для конкретного района.

При отсутствии или небольшом количестве молоди рыб численность донных амфипод в поле зрения камеры постепенно повышалось с момента начала наблюдений. Затем она либо стабилизировалась, либо несколько снижалась, по-видимому, из-за адаптации рачков к уровню освещенности (рис. 2).

Привлечение мигрантов на искусственный свет подтверждали пробы, взятые традиционным способом, с помощью планктонной сети. Лов сетью Джеди в темноте в бухте Харин-Ирги 24.06.2006 г. показал, что миграционная активность амфипод сравнительно невелика, в среднем 1 экз./м³. Количество гарпактицид – 1.7 экз./м³, циклопы достигли максимума обилия до 6.7 экз./м³ на глубине от 3 до 9 м; численность эпишуры была выше, чем у других групп – от 11.6 до 30.4 экз./м³ на разных глубинах.

Затем в данной точке произвели отбор проб сетью Джеди непосредственно перед прожекторами видеосистемы. При этом обилие мигрирующих особей значительно выросло: численность амфипод была ≤24.8 экз./м³, в большом количестве появилась молодь рыб (166.6 экз./м³), также выросло количество гарпактицид (2.2 экз./м³), однако отсутствовали отмеченные ранее циклопы. При свете скопления мигрантов были наиболее обильными на глубинах 8–20 м. Повышение численности большинства групп гидробионтов после включения прожекторов наблюдали в любом

участке оз. Байкал. Они имели положительный таксис на искусственный свет, в отличие от солнечного.

Амфиподы – очень подвижная и многочисленная группа байкальской фауны (354 вида и подвида [30]), они представляют основную часть миграционного комплекса озера, однако в качестве ночных мигрантов регулярно или эпизодически были отмечены несколько десятков видов. Основа НМК – сравнительно небольшое число видов, при этом их таксономический состав, соотношение друг к другу и суммарное обилие были различны в разных районах оз. Байкал. Например, во многих районах открытой части оз. Байкал доминировала молодь *Echiurops smaragdinus* или вид *E. macronychus macronychus* Sowinsky, а в бухте Змеиная преобладали *Gmelinoides fasciatus* Stebbing и молодь *Pallasea cancellus* (Pallas).

Как правило, плотность бентосных животных в составе НМК выше в районах со сравнительно холодноводным температурным режимом, что свойственно открытой части оз. Байкал. Так, по данным уловов сетью Джеди, количество амфипод в пелагиали в июне 2002 г. достигало в бухте Солонцовой 126 экз./м² над глубиной 2.7 м; у

Таблица 3. Структура НМК в прибрежной пелагиали, по данным облова сетью Джеди

Группа	Численность (экз./м ³) в бухте	
	Солонцовая	Змеиная
Амфиподы	0.8	54.9
Эпишура	4.7	0
Гарпактициды	0.2	0
Циклопы	0.3	100.9
Кладоцеры	0	0.4

Примечание. Бухта Солонцовая – глубина 12 м, температура 3.2°C, 25.06.2006 г.; бухта Змеиная – глубина 3.5 м, температура 17.5°C, 28.06.2006 г.

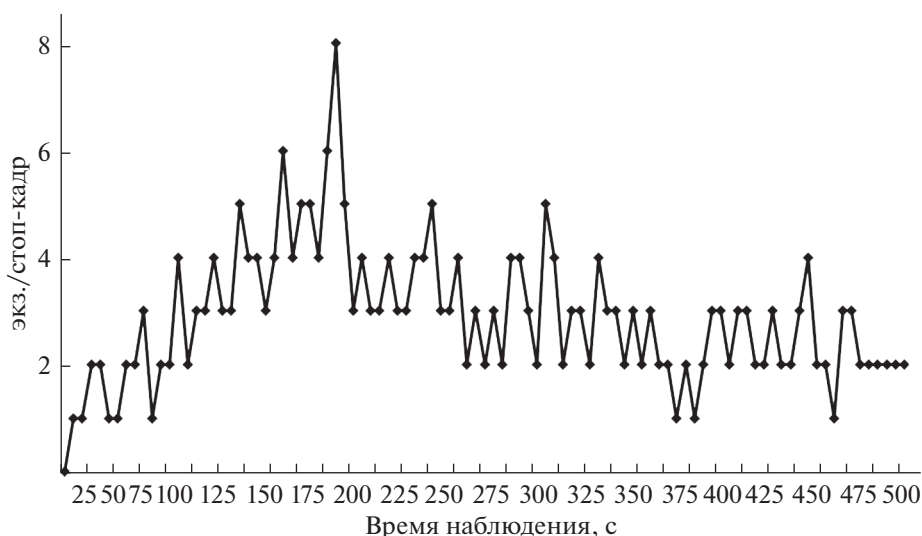


Рис. 2. Динамика численности амфипод в составе НМК при видеонаблюдении у мыса Омогачан (глубина 9.6 м, температура 3.4°C, 27.06.2006 г.).

о-ва Большой Ушканий — 319 экз./м² над глубиной 18 м, при температурах поверхностного слоя воды 5.3–7.0°C, в июне 2000 г. над глубиной 3 м — 200 экз./м² при температуре 6.0°C.

Исключение — богатый зообентосом Чивыркуйский залив, в частности, бухта Змеиная. В придонном слое 08.10.2004 г. при температуре 9.5°C численность амфипод на экране была 17.63 ± 0.11 экз./стоп-кадр, а в 2 м от дна — уже >90 экз./стоп-кадр. 03.09.2014 г. в этой же бухте в течение 5 мин наблюдений в придонном слое (глубина 3 м, грунт илистый, температура 8.5°C) численность плавающих амфипод достигала 79.00 ± 5.87 – 125.75 ± 4.51 экз./стоп-кадр.

Ощутимые придонные течения снижали миграционную активность гидробионтов. Так, существенное течение наблюдалось у мыса Омогачан (точка 3 на рис. 1) — ~0.15–0.20 м/с. При съемке 27.06.2006 г. при температуре 3.4°C в придонном слое на глубине 9.6 м за все время наблюдений (480 с) рыбы ни разу не вошли в кадр, а средняя численность амфипод была 2.90 экз./стоп-кадр

Таблица 4. Обилие амфипод в составе НМК при видеосъемке на различных горизонтах с северной стороны мыса Котельниковский (глубина 10.7 м, температура воды у поверхности 3.3°C, 26.06.2006 г.)

Расстояние от дна, м	Время наблюдения, с	Среднее количество амфипод в стоп-кадре, экз.
0	720	0.86 ± 0.24
1	40	60.00 ± 8.02
2	60	90.92 ± 7.08
3	35	55.63 ± 2.12

(рис. 2). В октябре 2004 г. при температуре 8.5°C в этой точке их обилие было меньше — 0.19 экз./стоп-кадр [12]. В районе дельты р. Селенги с мощным выносом речных вод численность амфипод в пелагиали также была низка: по данным сетного облова 23.06.2006 г., над глубиной 10.6 м — 7.9 экз./м², а на более глубоководных станциях амфиподы почти полностью исчезали из состава НМК. Здесь тоже могло сказаться воздействие сильного течения; роль температурного фактора выявить не удалось, так как граница теплых (9.4–13.9°C) и холодных (3.2–3.9°C) водных масс располагалась над интервалом глубин 24–30 м.

Неоднократны случаи, когда мигрирующие бентосные амфиподы образовывали наиболее плотные скопления не у поверхности дна, а в вышележащих слоях воды. Так, в бухте Харин-Ирги возле дна (глубина 8.9 м) их средняя численность была 0.77 экз./стоп-кадр, а в 6 м от его поверхности — 3.81 экз./стоп-кадр (рис. 3а). С северной стороны мыса Котельниковский (глубина 10.7 м) обилие амфипод у дна также было незначительным — 0.89 экз./стоп-кадр. Но при подъеме видеокамеры на 1 м над дном их количество возросло в 67 раз, а в 2 м от дна — в 100 раз (табл. 4).

Присутствие в прибрежной пелагиали молоди рыб приводило к снижению численности мигрирующих амфипод (рис. 3а, 3б). Динамика численности молоди рыб (если их не слишком много) показывала ту же закономерность, что и численности плавающих амфипод: после пикового подъема обилие несколько снижалось (рис. 3а). Однако это не касалось случаев особо массового ее привлечения, при котором миграционная активность амфипод почти полностью подавлялась (рис. 3б). В летний период возле прожекторов мо-

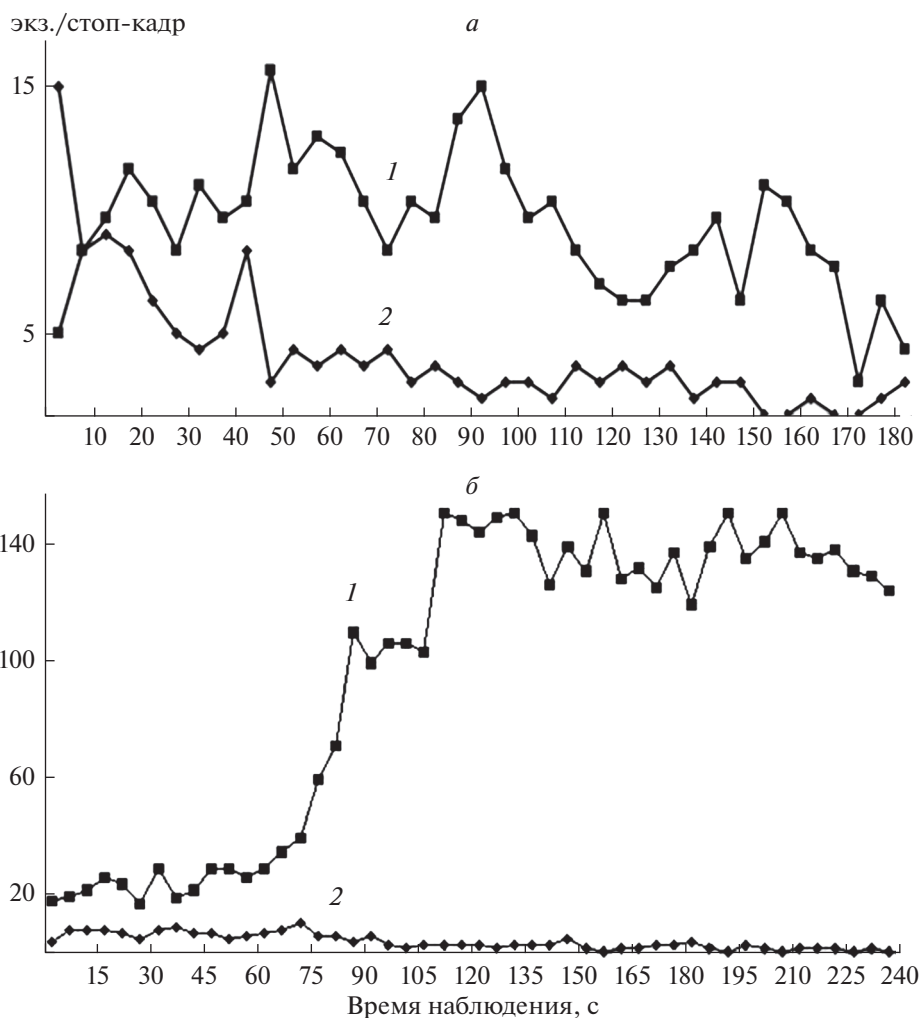


Рис. 3. Динамика численности амфипод в составе НМК в присутствии молоди рыб в бухте Харин-Ирги при съемке в 6 м от поверхности дна, глубина 8.9 м, температура 10.6–10.7°C, 24.06.2006 г. (а); в бухте Большие Коты глубина 5 м, температура 10.0°C, 18.07.2004 г. (б). 1 – молодь рыб, 2 – амфиподы.

жет скапливаться несметное количество молоди коттоидных рыб, удерживаясь возле источника света всю ночь [2]. Иногда в июле через несколько минут после начала съемки перед объективом оказывалось сплошное “облако” из молоди рыб, и амфиподы почти исчезали из кадра, как, например, в июле 2004 г. в бухте Большие Коты [12]. Тогда с повышением числа молоди рыб миграционная активность амфипод снизилась сначала до уровня 0–3 экз. на стоп-кадр, а к концу третьей минуты – до 0–1 экз./стоп-кадр (рис. 3б, табл. 5). Почти такую же картину в этой бухте наблюдали в июле 2005 г.

В подледный период (март 2014 г.) в бухте Большие Коты на той же точке на мелководной абразионной платформе (глубина 5 м) молодь рыб отсутствовала; миграционная активность амфипод была очень низкая, их средняя числен-

ность не превышала 0.67 ± 0.15 экз./стоп-кадр. В то же время у обрывистого подводного склона на глубине 32 м она была в десятки раз выше, приближаясь к значениям, характерным для некоторых холодноводных районов оз. Байкал в летнее время – до 30–80 экз./стоп-кадр (табл. 5) [16]. По данным облова планктонной сетью, различие в плотности НМК было меньше, но достигало 4-х раз: 79.8 ± 31.5 экз./м² – над глубиной 32 м и 20.5 ± 7.1 экз./м² – над отметкой 5 м.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Двухдесятилетний период исследований СВМ бентосных амфипод оз. Байкал и ночного миграционного комплекса в его прибрежной зоне показал, что независимо от времени года всплытие

Таблица 5. Динамика численного обилия НМК гидробионтов (экз./стоп-кадр) в прибрежной пелагиали некоторых районов оз. Байкал при видеонаблюдениях с искусственным освещением

Дата, глубина	Район: таксономическая группа	Минута наблюдения											
		1-я	2-я	3-я	4-я	5-я	6-я	7-я	8-я				
18.07.2004 г., 5 м	Большие Коты:												
	донные амфиподы	5.85 ± 0.42	3.83 ± 0.80	0.73 ± 0.21	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	рыбы	22.85 ± 1.30	96.75 ± 11.63	136.36 ± 0.79	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21.03.2014 г., 32 м	макрогектопус	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Большие Коты, круглой склон:												
	донные амфиподы	8.15 ± 0.82	14.50 ± 0.87	22.33 ± 0.80	27.25 ± 1.56	34.17 ± 1.32	32.23 ± 1.30	34.83 ± 1.7	33.75 ± 1.80				
24.06.2006 г., 9 м	рыбы	0	0	0	0	0	0.08 ± 0.08	0.08 ± 0.08	0.08 ± 0.08	0.08 ± 0.08	0.08 ± 0.08	0.08 ± 0.08	0.08 ± 0.08
	макрогектопус	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Бухта Харин-Ирги:												
24.06.2006 г., 9 м	донные амфиподы	0.77 ± 0.32	1.00 ± 0.22	0.91 ± 0.24	0.58 ± 0.20	0.75 ± 0.19	0.83 ± 0.12	0.58 ± 0.20	0.67 ± 0.20				
	рыбы	0	0	0.42 ± 0.27	2.58 ± 0.42	1.25 ± 0.29	1.08 ± 0.16	0.83 ± 0.22	1.33 ± 0.24				
	макрогектопус	0	0	0	0	0	0	0	0				
24.06.2006 г., 11 м	Бухта Солонцовая:												
	донные амфиподы	4.77 ± 0.70	5.58 ± 0.76	4.58 ± 0.47	7.75 ± 0.47	6.08 ± 0.42	4.42 ± 0.42	7.00 ± 0.66	—				
	рыбы	2.46 ± 0.53	6.92 ± 1.00	7.08 ± 0.52	17.75 ± 2.24	9.00 ± 0.69	9.25 ± 1.00	12.11 ± 0.73	—				
27.06.2006 г., 9–10 м	макрогектопус	0	0	0	0	0	0	0	0				
	Мыс Омогачан:												
	донные амфиподы	1.54 ± 0.2	3.50 ± 0.24	4.67 ± 0.45	3.33 ± 0.27	3.08 ± 0.33	2.33 ± 0.27	2.55 ± 0.16	2.25 ± 0.23				
13.10.2013 г., 22 м	рыбы	0	0	0	0	0	0	0	0				
	макрогектопус	0	0	0	0	0	0	0	0				
	Падь Нижняя, круглой склон:												
27.09.2014 г., 3 м	донные амфиподы	7.00 ± 1.41	16.08 ± 1.02	8.00 ± 0.76	5.83 ± 0.65	5.25 ± 0.59	4.44 ± 0.51	3.85 ± 0.42	3.42 ± 0.55				
	рыбы	0	0.25 ± 0.14	0.58 ± 0.27	2.25 ± 0.29	2.58 ± 0.27	2.61 ± 0.47	3.08 ± 0.34	2.83 ± 0.38				
	макрогектопус	17.23 ± 2.20	34.17 ± 2.47	41.00 ± 2.12	53.25 ± 3.01	66.17 ± 2.06	62.28 ± 2.40	60.31 ± 3.18	74.67 ± 1.85				
27.09.2014 г., 3 м	Бухта Змеиная:												
	донные амфиподы	79.00 ± 5.87	108.25 ± 3.33	105.83 ± 4.02	107.17 ± 5.09	125.75 ± 4.51	102.38 ± 4.49	80.91 ± 2.92	87.41 ± 3.06				
	рыбы	0	0	0	0	0	0	0	0				
27.09.2014 г., 3 м	макрогектопус	0	0	0	0	0	0	0	0				

Примечание. Указаны средние значения за каждую минуту наблюдений (12 стоп-кадров) и их ошибка; “—” — нет данных.

обитателей дна в пелагиаль и формирование НМК начинается в глубоких сумерках и заканчивается с ранним рассветом, пик миграционной активности — от 0 до 3 ч. В течение лета и ранней осени НМК количественно обилён над прибрежной мелководной платформой (над глубинами до 15–20 м); в подледный период его плотность здесь значительно снижается, однако многочисленные миграционные скопления амфипод могут формироваться глубже, у крутого подводного склона.

Доминирующие компоненты НМК макрофауны — амфиподы и молодь рыб. На миграционной активности амфипод отрицательно сказываются следующие факторы: наличие ошутимого придонного течения, яркий свет луны в полнолуние, высокое количественное обилие фитопланктона, присутствие в пелагиали большого количества молоди рыб. Последнее может объясняться восприятием амфиподами химических сигналов от своих потенциальных хищников.

Подводная видеосъемка на различных горизонтах глубин показала, что миграционные скопления амфипод нередко неоднородны на протяжении от поверхности воды до дна. Они могут быть плотными на одних горизонтах и разреженными на других.

Таксономический состав и количественные соотношения видов амфипод в НМК и остающихся в ночное время на дне не соответствуют друг другу [12, 25]. По предварительной оценке, в пелагиаль всплывает не более трети видов, обитающих в литоральной зоне. Их миграционная активность различна, а некоторые таксоны амфипод могут быть даже признаны полупелагическими: *Micruropus wohlii wohlii*, *M. wohlii platycercus*, *Echiuropsus macronychus*, *E. smaragdinus*.

Вопрос о причинах СВМ бентосных ракообразных (в том числе амфипод) обсуждают не менее 50 лет, однако его нельзя считать однозначно решенным. Часто по аналогии с суточными миграциями зоопланктона высказывается точка зрения об их защитно-пищевой природе. Однако, как показывают видеозаписи и прямые наблюдения водолазов, донные виды рыб не снижают [28] или даже повышают свою активность в темное время суток [19], а всплывающие из своих укрытий амфиподы становятся их легкой добычей. Также по составу пищи в кишечниках установлено, что байкальские бентосные амфиподы питаются только на дне, а их ротовой аппарат не предназначен для добывания пищи в пелагиали [11].

И.И. Грезе [4] при исследовании СВМ трех бентосных видов азово-черноморских амфипод выяснила, что они в пелагиали питаются, но сами по себе миграции не носят пищевого характера. Также показателен тот факт, что в горных олиготрофных озерах Канады бокоплав *Gammarus la-*

custris Sars совершает СВМ в отсутствие хищников [31].

Вторая гипотеза предполагает репродуктивную природу миграций, которые необходимы амфиподам для поиска полового партнера и спаривания [21, 23 и др.]. Однако по отношению к прибрежной зоне Байкала она также не находит подтверждения. На видеозаписях в составе НМК спаривающиеся особи отмечались очень редко и единично, а обильная в летнем миграционном комплексе молодь спариваться не способна. Однако физиологическое состояние организма и степень его готовности к размножению могут определять способность особей к совершению СВМ. Так, у бентопелагической мизиды *Mysis diluviana* Audzijonyte et Väinölä, населяющей глубокие холодноводные озера Северной Америки, ночные подъемы в оз. Шамплейн совершает лишь часть популяции, при этом выявлены различия в длине тела и встречаемости яйценосных самок между пойманными одновременно в пелагиали и в бентали совокупностями рачков [22].

Относительно недавно с участием авторов статьи была выдвинута третья гипотеза, объясняющая СВМ амфипод в оз. Байкал, связанная с наличием вертикального температурного градиента и поиском ими наиболее оптимальных температурных условий [11]. Исходя из нее, рачки совершают всплытия для того, чтобы оказаться в более теплых слоях воды, быстрее набрать необходимую сумму температур и тем самым ускорить процесс полового созревания в условиях холодноводного оз. Байкал. Косвенно эту гипотезу подтверждает то, что большая часть амфипод в миграционном комплексе в теплый период года — неполовозрелые особи, а также большее количественное обилие НМК в холодноводных районах по сравнению с теплыми.

В последнее время высказано предположение, что СВМ имеют, прежде всего, значение для расселения совершающих их видов [8]. Также интересен факт наличия суточных миграций у амфиподы *Hyalella montezuma* Cole et Watkins. Она мигрирует в сумерках в поверхностные воды в колодце Montezuma Well (оазис в штате Аризона, США), несмотря на отсутствие хищников-рыб и температурной стратификации [20]. Авторы предположили, что подъемы стимулирует наличие плотного водорослевого нейстона, которым питаются рачки; однако это не объясняет суточной ритмики всплытий.

Довольно обильный НМК у крутого подводного склона в подледный период (март) можно объяснить присклоновым арвеллингом глубинных вод, либо температурным фактором: в оз. Байкал в это время устанавливается обратная температурная стратификация в верхних слоях воды, и литоральные виды амфипод могут пере-

мещаться глубже вдоль склона в поисках более оптимальных условий.

Полученные результаты позволяют рекомендовать внедрение дистанционных подводных видеонаблюдений за миграционным комплексом гидробионтов в практику базового экологического мониторинга. Каждый из выбранных районов озера отличался достаточным постоянством особенностей НМК.

Разумеется, следует учитывать регулярно происходящие флуктуации в экосистеме, ее сезонные изменения. Тем не менее, видеонаблюдения имеют ряд преимуществ как перспективный метод мониторинга прибрежных биоценозов крупных водоемов. Состав НМК на уровне основных таксономических групп можно распознать визуально на экране, также как и производить сравнительную оценку их количественного обилия. Анализ результатов видеонаблюдений проводится намного быстрее, чем обработка традиционных гидробиологических сборов, и выполняется инженерно-техническим персоналом. Процесс видеозаписи можно автоматизировать по типу широко распространенного видеоконтроля за наземными объектами. Сигнал, записанный в автоматическом режиме, можно обрабатывать в любое удобное время [16]. Данные, полученные в разное время суток, разные годы и сезоны года, на различных глубинах и в разных районах, хорошо поддаются статистической обработке. Результаты, в сравнении с традиционными методами, менее зависимы от случайных факторов: при ночном перемещении части обитателей дна в пелагиаль исчезают микробиотопические различия, и миграционный комплекс отличается гораздо большей пространственной однородностью, чем бентосные сообщества. Значительная часть донных видов не всплывает в толщу воды, и набор мигрантов обычно достаточно небольшой, что облегчает их определение и позволяет легко рассчитать межвидовые пропорции. В то же время НМК более разнообразен, чем сообщество пелагиали. Набор действующих на него антропогенных факторов ограничен, поэтому при регулярных наблюдениях за НМК можно описать многие естественные процессы в водоеме.

Видеоаппаратура позволяет хорошо изучить пелагические скопления бентосных амфипод, макрогектопуса, молоди коттоидных и других рыб, однако непригодна для наблюдения гарпактицид и других веслоногих ракообразных. Уровень искусственного освещения должен быть стандартным. Видеозапись следует производить в одно и то же время суток и в одних и тех же точках, четко “привязанных” к координатам и различающихся по своим ландшафтным характеристикам. Желательно, чтобы каждый цикл наблюдений охватывал несколько ночей, что позволит

усреднять результаты и минимизировать влияние на них случайных факторов. Видеокамеры желательно устанавливать на расстоянии до 1 м от поверхности дна. Во избежание обнаружения камер посторонними лицами необходимо обеспечить их автономную работу по таймеру и с реакцией на специальный сигнал всплытия; либо подведенные к ним кабели должны быть полностью замаскированы в грунте.

Сборы планктонными сетями явно занижают количественное обилие организмов-мигрантов. Это, к примеру, демонстрирует сопоставление результатов сетных ловов и гидроакустических исследований миграционных скоплений морских мизид [26]. Тем не менее, рекомендуется как минимум один раз в пределах каждого биологического сезона производить в точках наблюдений параллельный отбор проб планктонной сетью для описания сезонной и многолетней динамики таксономической и половозрастной структуры НМК. Помехой в летнее время может стать большое количество молоди рыб, иногда даже забивающей планктонную сеть. В такие периоды данные наблюдений нельзя считать достоверными. Поэтому предпочтительны периоды отсутствия массового количества молоди рыб (июнь).

Выводы. Структура НМК – видовой состав, количественное обилие и соотношение видов – определяется подводным ландшафтом (в том числе уклоном дна и типом донных отложений), температурным и гидродинамическим режимом в районе исследований, временем года, наличием или отсутствием лунного света. После максимума численности бентосных амфипод в свете прожекторов в первые минуты обычно следует ее некоторое снижение и стабилизация. Большое количество молоди рыб подавляет обилие амфипод в составе НМК. Постоянство явления СВМ в оз. Байкал и многих морских и озерных водоемах, сравнительная методическая простота и высокая скорость обработки результатов позволяют рекомендовать подводные наблюдения за СВМ в прибрежной зоне в качестве одного из эффективных методов базового экологического мониторинга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за консультации И.В. Арова, Г.И. Помазкову; за помощь в сборе материала – экипажи и участников экспедиций на НИС “Профессор Кожов” и “Профессор Тресков” Н.А. Полякова, Д.С. Бедулину, У.О. Колесову, А.А. Фролова.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (РФФИ), гранты № 13-04-00614, 16-04-00786 и Программой стра-

тегического развития ИГУ, проект № P212-ОУ-034. Результаты обобщены в рамках проекта ориентированных фундаментальных исследований Российского фонда фундаментальных исследований № 17-29-05067.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адрианов А.В., Тарасов В.Г., Щербатюк А.Ф. Применение и перспективы сезонного видеомониторинга на особо охраняемых морских акваториях залива Петра Великого (Японское море) // Вестн. ДВО РАН. 2005. № 1. С. 19–26.
2. Волкова Л.А. Особенности привлечения молоди рыб Байкала на искусственный свет в водоеме // Экологические исследования водоемов Сибири. Иркутск: Иркутск. ун-т, 1978. С. 63–75.
3. Говорухина Е.Б. Биология размножения, сезонная и суточная динамика населения литоральных и сублиторальных видов амфипод озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2005. 19 с.
4. Грезе И.И. О суточных вертикальных миграциях некоторых бокоплавов в Черном и Азовском морях // Бентос. Киев: Наук. думка, 1965. С. 9–14.
5. Жариков В.В., Преображенский Б.В. Ландшафтный мониторинг бухты Алексеева залива Петра Великого // Подводные исследования и робототехника. 2010. № 2(10). С. 72–84.
6. Кожова О.М., Бейм А.М. Экологический мониторинг Байкала. М.: Экология, 1993. 352 с.
7. Колотило Л.Г. Проблемы физико-географического изучения озера Байкал: гидрографический аспект. СПб.: Рус. геогр. об-во, 2001. 310 с.
8. Лабай В.С., Лабай С.В. Суточные вертикальные миграции высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в лагунном озере Птичье (Южный Сахалин) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2014. Вып. 6. С. 369–379.
9. Мельник Н.Г. Исследования пространственно-временной организации биоты в пелагиали озера Байкал // Проблемы экологии: Матер. конф. Чтения памяти проф. М.М. Кожова. Иркутск: Иркутск. ун-т, 2000. С. 64–66.
10. Мельник Н.Г., Шубенков С.Г., Попов С.Б. и др. Изучение распределения пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* (Dyb.) в Малом Море озера Байкал гидроакустическим методом // Экологические, физиологические и паразитологические исследования пресноводных амфипод. Иркутск: Иркутск. ун-т, 2002. С. 27–45.
11. Механикова И.В., Тахтеев В.В. Суточные вертикальные миграции амфипод озера Байкал: возможные причины и экологическое значение // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск: Иркутск. ун-т, 2001. С. 88–108.
12. Мишарин А.С., Тахтеев В.В., Левашкевич А.М. Сравнительная характеристика ночной миграционной активности гидробионтов на различных участках литорали озера Байкал // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск: Иркутск. ун-т, 2006. С. 52–66.
13. Мокиевский В.О., Спиридонов В.А., Токарев М.Ю., Добрынин Д.В. Современные дистанционные методы в изучении морских донных сообществ и ландшафтов прибрежной зоны // Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2012. С. 6–21.
14. Плешанов А.С., Плюснин В.М., Шаманова С.И. и др. Реперная сеть для экологического мониторинга Байкальской природной территории // География и природ. ресурсы. 2012. № 1. С. 38–42.
15. Тахтеев В.В., Левашкевич А.М., Говорухина Е.Б. О влиянии искусственного освещения на интенсивность ночных вертикальных миграций амфипод озера Байкал // Экология. 2004. № 6. С. 468–470.
16. Тахтеев В.В., Карнаухов Д.Ю., Мишарин А.С., Говорухина Е.Б. Дистанционные методы экологических исследований и мониторинга в лимнологии и океанологии и их применение на озере Байкал // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2014. Вып. 3. С. 374–381.
17. Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., Вада Э. и др. Насколько реалистично создание универсальной концепции (схемы) слежения за состоянием экосистем? Ландшафтно-экологические исследования на озере Байкал как возможная модель // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2009. Т. 2. Кн. 1. С. 708–726.
18. Ткаченко К.С. Использование видео- и фотометодов в гидробиологических исследованиях // Биология моря. 2005. Т. 31. № 2. С. 142–147.
19. Ханаев И.В. Суточная ритмика поведения и двигательной активности двух видов подкаменщичковых рыб *Leocottus kesslerii* и *Paracottus knerii* (Cottidae) в литоральной зоне открытого Байкала в летний период // Тр. каф. зоологии позвоночных. Иркутск: Иркутск. ун-т, 2004. Т. 2. С. 71–75.
20. Blinn D.W., Grossnickle N.E., Dehdashti B. Diel vertical migration of a pelagic amphipod in the absence of fish predation // Hydrobiologia. 1988. V. 160. P. 165–171.
21. Borowsky B., Aitken-Ander P. Sexually dimorphic free-swimming behaviour in the amphipod crustacean *Ampelisca abdita* // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1991. V. 71. № 3. P. 655–663.
22. Euclide P.T., Hansson S., Stockwell J.D. Partial diel vertical migration in an omnivorous macroinvertebrate, *Mysis diluviana* // Hydrobiologia. 2017. V. 787. P. 387–396.
23. Fincham A.A. Amphipods in the surf plankton // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1970. V. 50. P. 177–198.
24. Hampton S.E., Izmet'eva L.R., Moore M.V. et al. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // Global Change Biol. 2008. V. 14. P. 1–12.
25. Karnaukhov D.Yu., Bedulina D.S., Kaus A. et al. Behaviour of Lake Baikal amphipods as a part of the night migratory complex in the Kluevka settlement region (South-Eastern Baikal) // Crustaceana. 2016. V. 89. № 4. P. 419–430.
26. Kringel K., Jumars P.A., Holliday D.V. A shallow scattering layer: High-resolution acoustic analysis of noctur-

- nal vertical migration from the seabed // *Limnol., Oceanogr.* 2003. V. 48. № 3. P. 1223–1234.
27. *Melnik N.G., Timoshkin O.A., Sideleva V.G. et al.* Hydroacoustic measurement of the density of the Baikal macrozooplankton *Macrohectopus branickii* // *Limnol., Oceanogr.* 1993. V. 38. № 2. P. 425–434.
28. *Morino H.* Maintenance of biodiversity in littoral communities of Lake Baikal // An integrated study on biodiversity conservation under global change and bio-inventory management system (DIVER): Annual Report 1997 under Creative Basic Research Program. Center for Ecol. Res., Kyoto Univ., 1998. P. 86–95.
29. *Rudstam L.G., Melnik N.G., Timoshkin O.A. et al.* Diel dynamics of an aggregation of *Macrohectopus branickii* (Dyb.) (Amphipoda, Gammaridae) in the Barguzin Bay, Lake Baikal, Russia // *J. Great Lakes Res.* 1992. V. 18. № 2. P. 286–297.
30. *Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A.* Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // *Arthropoda Selecta.* 2015. V. 24. № 3. P. 335–370.
31. *Wilhelm F.M., Hudson J.J., Schindler D.W.* The contribution of *Gammarus lacustris* to phosphorus recycling in a fishless alpine lake // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1999. V. 56. № 9. P. 1679–1686.

Diel Vertical Migrations of Hydrobionts in the Coastal Area of Lake Baikal

V. V. Takhteev^{a,*}, D. Yu. Karnaukhov^a, E. B. Govorukhina^a, and A. S. Misharin^a

^a*Irkutsk State University, K. Marx Str., 1, Irkutsk, 664003 Russia*

^{*}*e-mail: Amphipoda@yandex.ru*

The Nocturnal migratory complex (NMC) is formed in the coastal pelagic zone of large lakes and seas (including Lake Baikal) due to the diurnal vertical migrations of benthic animals and mixing them with the pelagobionts. The results of studies of the structure and abundance of NMC using plankton nets and video technology in several areas of Lake Baikal, which differ in abiotic conditions (water temperature, hydrodynamic situation and underwater landscapes), showing its local specificity. When observed with artificial lighting, the number of amphipods in the frame increases in the first minutes, and then usually decreases slightly. The expediency of application of underwater video observations of NMC in environmental monitoring is recognized, appropriate guidelines are given.

Keywords: Lake Baikal, amphipods, fishes, diel vertical migrations, nocturnal migratory complex, underwater video observations, environmental monitoring