

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ТРЕСКИ И ПИКШИ

Канд. биол. наук К. Г. КОНСТАНТИНОВ

ВВЕДЕНИЕ

Суточные вертикальные миграции — существенная особенность поведения трески и пикши, заметно влияющая на успех тралового промысла. Для названных рыб характерен подъем в средние слои при наступлении темноты и опускание ко дну в светлое время суток. Поэтому траловые уловы, как правило, увеличиваются днем и уменьшаются ночью.

Суточные вертикальные миграции трески и пикши изучены недостаточно. Сводки по миграциям рыб [70, 100] рассматривают лишь горизонтальные миграции, совершенно не касаясь вертикальных миграций. В самых полных и подробных работах по биологии и промыслу тресковых рыб суточным вертикальным миграциям отведено всего по несколько строк [46, 49, 80]. В то же время, как совершенно правильно отмечает Е. В. Боруцкий [12, 13], вертикальные миграции планктона изучены гораздо лучше горизонтальных.

Возникает вопрос: почему вертикальные миграции рыб, чрезвычайно важные для промысла, изучены хуже вертикальных миграций планктона? Главная причина заключается в следующем. При исследовании вертикальных миграций планктона не возникает серьезных методических трудностей. Легко провести качественный и количественный учет планктона на интересующих нас глубинах. Методика изучения вертикальных миграций планктона описана в ряде руководств [73]. Между тем до сих пор нет надежных орудий для лова рыбы в толще воды (ставные сети, яруса, поддев берут рыбу далеко не всех видов и размеров).

За последние два десятилетия для ихтиологических исследований со все возрастающим успехом используются гидроакустические методы. С их помощью во многих случаях удается детально проследить за суточными вертикальными перемещениями промысловых рыб. Однако поведение рыб, разумеется, не может быть изучено по одним только показаниям гидроакустических приборов. Необходимы глубокие биологические исследования рыбы и закономерностей, определяющих ее перемещения [58].

Действительно, вертикальные миграции (как и все другие миграции и вообще все поведение рыб) определяются условиями окружающей среды и состоянием самой рыбы. Для объяснения, предсказания и использования суточных вертикальных миграций необходимо выявить роль гидрологических, гидрохимических и метеорологических факторов, учесть накормленность, упитанность и половозрелость рыбы, состав и распределение ее пищевых объектов. Между тем при помощи гидроакустических приборов, подчас весьма точно фиксирующих местонахождение и передвижения стайной (и даже одиночной) рыбы, нельзя получить сведений о внутреннем ее состоянии и об условиях окружаю-

щей среды. Поэтому исследования, выполненные только при помощи одной гидроакустической техники, носят чисто описательный регистрационный характер, не вскрывают причины наблюдаемого явления.

Для исследования суточных вертикальных миграций рыб необходим комплексный метод. Только объединенные усилия гидрологов и гидробиологов, планктонологов и бентологов, гидроакустиков и ихтиологов могут дать исчерпывающую характеристику перемещений рыбы в толще воды, вскрыть их причины и закономерности.

В 1953 и 1954 гг. комплексное изучение суточных вертикальных миграций трески и пикши проводилось сотрудниками ПИНРО под руководством Н. А. Маслова. Основные итоги проделанной работы, дополненные некоторыми материалами других лет, излагаются в настоящей статье.

ВЛИЯНИЕ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ТРЕСКИ И ПИКШИ НА УЛОВЫ ТРАЛОВ

В ихтиологической литературе имеется немало указаний на пребывание трески и пикши в средних и даже поверхностных слоях воды. Иенсен и Хансен [93] отмечают, что гренландская треска часто преследует мойву близ самой поверхности. То же сообщают о баренцевоморской пикше В. И. Зацепин [23] и о баренцевоморской треске В. И. Зацепин и Н. С. Петрова [24]; авторы ссылаются на случаи попадания трески в мойвенные невода у Мурманского побережья. Опытный лов ярусами и ставными сетями на разных глубинах также свидетельствует о пребывании трески в толще воды [31, 46, 48]. Крупную треску в заливе Мэн иногда удается добывать багром у самой поверхности [76]. Рассмуссен [105] отмечает, что в 1953 г. на банках Западной Гренландии промысловые концентрации трески держались преимущественно в средних слоях воды и облавливались норвежскими рыбаками при помощи ярусов. Наконец, известный случай попадания трески в дрейфтерные порядки над глубинами более 1000 м (Норвежское море).

О подъеме трески и пикши в толщу воды убедительно свидетельствуют периодические колебания траловых уловов. Если траулер длительное время облавливает устойчивую концентрацию рыбы, причем дневные уловы оказываются неизменно выше ночных, мы вправе предполагать регулярные подъемы рыбы в горизонты, не доступные для облова донным тралом. Такое предположение станет особенно вероятным, когда уловы целой группы траулеров будут изменяться приблизительно одинаково и одновременно на обширной акватории; ведь в этом случае колебания уловов нельзя объяснить переходом рыбы из одного района в другой.

Бюкман [77], описывая рейс промыслового траулера в Баренцевом море, истолковал колебания уловов именно как результат ночных подъемов пикши в толщу воды. Так же объяснил Лукас [96] превышение дневных уловов над ночными при лове сельди тралом. Дрискол [84] также считает суточные колебания траловых уловов следствием миграций трески и пикши в толщу воды. Указания на суточные вертикальные миграции рыб имеются и в некоторых промысловых инструкциях. Например, временное наставление рыболовным траулерам, изданное Мурманрыбпромом в 1947 г., упоминает о вертикальных миграциях, которые снижают уловы в ночное время.

Таким образом, факт суточных колебаний траловых уловов общеизвестен. Однако до сих пор это явление не охарактеризовано точными цифровыми данными.

Стремясь количественно оценить влияние вертикальных миграций на траловые уловы, мы обработали первичные промысловые документы. Штурманы Мурманского тралового флота вносят данные каждого

траления в стандартные отчеты о промысловом плавании (форма № 2). По таким отчетам легко восстановить, когда и где выполнялось траление, сколько оно длилось и какой был получен улов. Вахтенный штурман визуально определяет величину улова (в пересчете на полуфабрикаты). По окончании рейса в эти оперативные данные вносится корректив, поскольку вес выгруженной рыбы обычно не вполне совпадает с предварительной оценкой, сделанной на промысле.

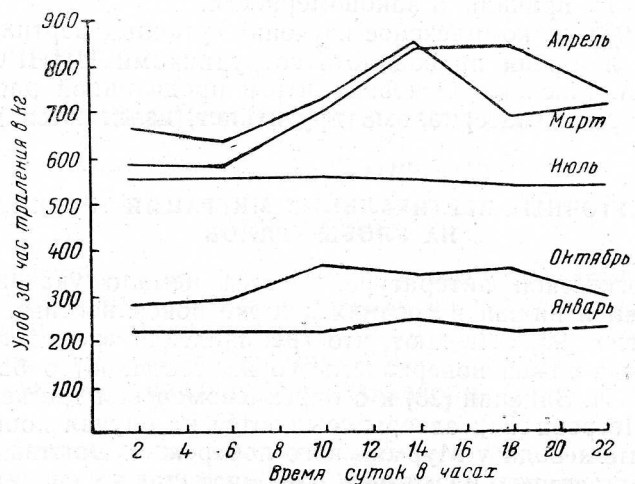


Рис. 1. Уловы трала на Мурманской банке в разное время суток.

Анализ отчетов о промысловом плавании позволяет проследить изменение уловов в течение суток. Все учтенные траления мы распределили по следующим четырехчасовым интервалам: 0—4 часа, 4—8 час., 8—12 час., 16—20 час. и 20—24 часа. Траления, захватывающие два смежных интервала, мы относили к тому, на который падала более продолжительная часть траления. Для каждого интервала вычислен средний улов (в полуфабрикате) за час траления. В полученные таким образом показатели мы не вносили коррективы, поскольку нас интересовала не столько абсолютная величина улова, сколько его изменение в течение суток. Всего было учтено около 13 000 тралений, выполненных Мурманскими промысловыми траулерами в 1953 г.

На рис. 1 отображена суточная динамика уловов на Мурманской банке (суммарно по всем ее склонам). Как видно, в январе уловы на час траления практически одинаковы в любое время суток. В марте и апреле максимум уловов приходится на дневные часы. В июле уловы вновь становятся одинаковыми во всех четырехчасовых интервалах; средний улов на час траления варьирует в чрезвычайно узких границах: от 216 кг (8—12 час.) до 250 кг (12—16 час.). В октябре между дневными и ночными уловами имеется различие, хотя и не особенно значительное. В другие месяцы 1953 г. на Мурманской банке флот или работал мало, или не работал совсем.

Итак, в зимние и летние месяцы траловые уловы довольно постоянны в течение суток; весной и осенью дневные уловы больше ночных. Разница может быть весьма ощутимой; например, в апреле 1953 г. дневной улов превосходил ночной более чем на 40%.

В табл. 1 приведены уловы (в полуфабрикате), полученные в разное время суток на Гусиной и Медвежинской банках. В августе и ноябре дневные уловы оказались несколько выше ночных, но разница очень невелика; в эти месяцы освещенность моря почти постоянна в течение суток (в августе ночь еще короткая, а в ноябре почти отсутствует

день). В январе и декабре практически нет суточных колебаний улова, что и понятно, так как в эти месяцы над Баренцевым морем господствует полярная ночь.

Таблица 1

Уловы в кг за час траления в разное время суток

Часы	Гусиная банка		Медвежинская банка	
	август	ноябрь	январь	декабрь
0—4	494	156	356	617
4—8	602	174	396	682
8—12	654	269	396	615
12—16	621	239	356	684
16—20	641	205	328	700
20—24	606	209	364	700

Суточные колебания уловов выявляются не только при обобщении итога многих тралений, но и при анализе работы одного корабля. В 57 рейсе экспедиционного судна ПИНРО «Персей-2» было сделано несколько серий тралений на постоянном месте лова и с подробным ихтиологическим анализом пойманной рыбы. Результаты одной из таких серий приведены в табл. 2.

Таблица 2

Уловы (в шт.) донным тралом на юго-западном склоне Мурманской банки в 1953 г.

Дата	Время отдачи стопора в часах и минутах	Поймано		
		трески	пикши	трески и пикши
5 апреля	17—05	1029	1326	2355
5 „	20—10	488	276	764
6 „	1—20	34	88	122
6 „	10—55	53	356	409
6 „	12—35	100	703	803

Все траления длились по часу, выполнялись у буя, на одной и той же глубине (35 промеров, произведенных при тралениях, показали наименьшую глубину 155 м и наибольшую 170 м). Погода на протяжении всех суток была пасмурной, небо сплошь было затянуто тучами.

Полученные данные свидетельствуют о зависимости величины улова от чередования дня и ночи. На 70-й параллели, где проводилась работа, разница между дневной и ночной освещенностью моря в начале апреля выражена отчетливо; столь же заметным оказалось и различие между дневными и ночными уловами.

Сходные результаты получены и в другой серии тралений, выполненных в том же рейсе. Эти траления также длились по часу и велись у буя, практически на одинаковой глубине (наименьшая из замеренных глубин 136 м, наибольшая 162 м). Облачность при дневных тралениях оценивалась в 5—7 баллов. Количество пойманных рыб и вес улова (последнее по визуальной оценке вахтенного штурмана) имеют тенденцию нарастать днем и падать ночью (табл. 3).

Таблица 3

Уловы (в экз.) донным тралом в западно-прибрежном районе в 1953 г.

Дата	Время отдачи стопора	Поймано			Вес улова в ц (в полуфабрикате)
		трески	пикши	трески и пикши	
15 апреля	3—05	595	38	633	2
15 "	7—00	1208	462	1670	4
15 "	10—45	2079	474	2553	7
15 "	19—05	547	289	836	2
15 "	21—40	1196	432	1628	3
15 "	23—25	544	470	1014	2
16 "	2—00	1042	394	1436	2

Что на уловы влияет именно освещенность моря, а не какой-либо сопутствующий фактор, доказывают материалы 58-го рейса «Персея-2», длившегося с 1 по 12 мая. В это время разница в освещенности моря днем и ночью очень мало заметна. В соответствии с этим серия траления на Кильдинской банке выявила лишь очень слабые различия в величине дневных и ночных уловов. На других банках промысел шел одинаково успешно и днем и ночью.

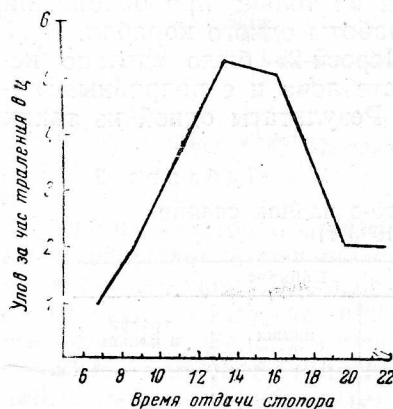


Рис. 2. Уловы за час траления в Мотовском заливе 3/V 1953 г.

Однако траления, выполненные 3 мая у северного берега Мотовского залива, отчетливо показали превышение дневных уловов над ночными (рис. 2) при полном постоянстве метеорологических условий — спокойное море, сплошная облачность. Таким образом, в начале мая суточная периодичность уловов, не проявлявшаяся более в открытом море, еще удерживалась в Мотовском заливе из-за его крутых берегов, создававших некоторое затенение. Днем, когда солнце стояло высоко, берега не влияли на освещенность моря, но ночью отбрасывали на поверхность залива значительную тень. Таким образом, сохранялась суточная периодичность освещения, что влекло за собой закономерные миграции рыбы в толщу воды, в свою очередь, отражавшиеся на величине траловых уловов.

На рис. 3 показана динамика уловов на суточной станции у Канина носа. Траления выполнялись 23 октября 1954 г. на глубинах 53—64 м. Постоянное место траления обеспечивалось визуальной ориентацией на Канинский маяк.

Уловы состояли из пикши одинакового ассортимента; около 40% особей имели длину 35—40 см, 85% экземпляров принадлежали к поколению 1950 г.

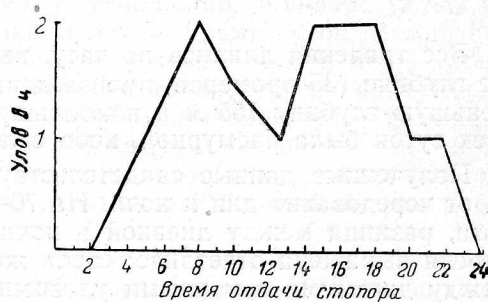


Рис. 3. Уловы трала на Канинской банке 23/X 1954 г.

Как видно из рисунка, серия тралений выявила суточное колебание уловов. Следовательно, и этот материал иллюстрирует зависимость между изменениями освещенности и величиной траловых уловов.

ГИДРОАКУСТИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ ЗА СУТОЧНЫМИ ВЕРТИКАЛЬНЫМИ МИГРАЦИЯМИ

Как показано выше, закономерные колебания траловых уловов следует считать следствием периодического ухода трески и пикши из придонных слоев воды в средние. Такое толкование убедительно подкрепляется гидроакустическими наблюдениями.



Рис. 4. Распределение трески в толще воды 12/X 1954 г. в 13 час. 20 мин. (рисунок с эхограммы).

Применение гидроакустики для поиска и изучения рыбы началось сравнительно недавно. Историю и современное состояние рыбопромысловой гидроакустики довольно подробно описывают Ходсон и Фридриксон [92], к сожалению, не включившие в свою книгу работы советских ученых в этой области. В настоящее время самопищущие эхолоты прочно вошли в практику поиска рыбы и ихтиологических исследований. Однако в подавляющем большинстве объектами гидроакустической разведки и изучения являются только пелагические рыбы, в первую очередь сельдь. Именно в сельдяном промысле при помощи самопищущих эхолотов достигнуты значительные успехи [5, 20, 71, 72, 74, 75, 78, 86, 91, 104, 106, 114]. Плотно используются эхолоты также для разведки и промысла кильки, шпрота, сардины [3, 69, 86, 91].

За последние годы накопилось немало гидроакустических наблюдений за треской и пикшей. Скопления этих рыб регистрируются эхолотами как у грунта, так и в толще воды. Напомним, что эхолот был впервые удачно применен именно для регистрации трески, поднявшейся в средние горизонты [111]. Использование самопищущих эхолотов существенно помогает разведке, промыслу и изучению трески и пикши [64]. Не вдаваясь здесь в обсуждение обширных материалов, полученных путем эхолотирования, отметим лишь, что во многих случаях удается детально проследить все фазы суточной вертикальной миграции трески и пикши.

На прилагаемых эхограммах (рис. 4 и 5) показано распределение трески в толще воды над одним и тем же участком дна днем и вечером. Эхограммы достаточно наглядно демонстрируют подъем трески в средние горизонты при наступлении темного времени суток. Такое перемещение рыбы, разумеется, резко влияет на величину траловых уловов.

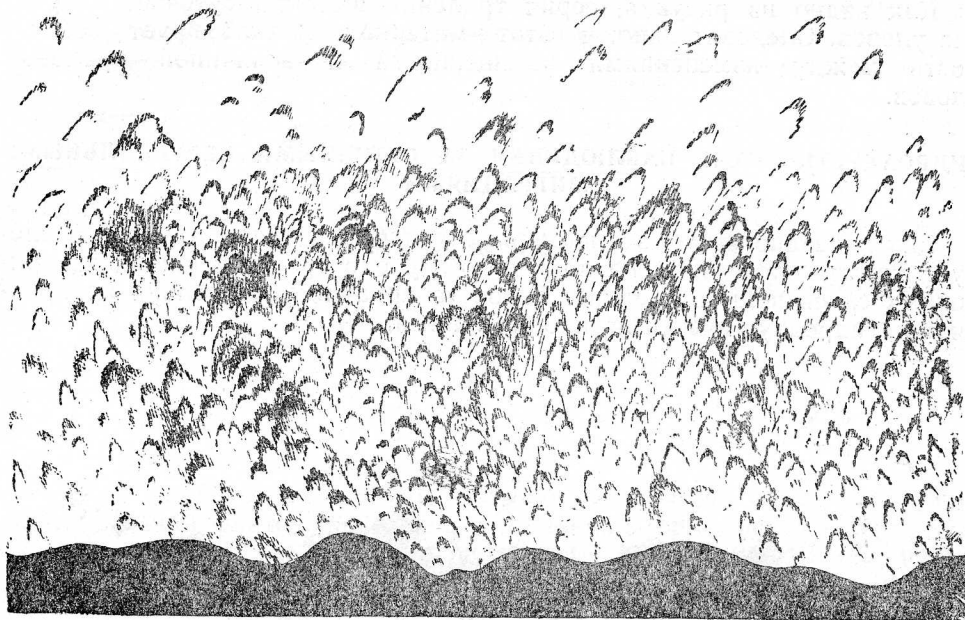


Рис. 5. Распределение трески в толще воды 12/X 1954 г. в 18 час. 30 мин. (рисунок с эхограммы).

ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Материалы, изложенные в предыдущих разделах, убедительно свидетельствуют о первостепенном влиянии колебаний освещенности на суточные вертикальные миграции рыб. Также очевидна роль света в регулировании суточных вертикальных миграций зоопланктона. Хиклинг [90], изучавший биологию атлантических эуфаузиид, считает, что свет — фактор первостепенной важности в управлении суточной вертикальной миграцией. Такое же мнение отстаивает Рессел [107—109] на примере планктонных ракообразных и молоди сельди. В. Н. Никитин [51, 53] пришел к заключению, что в вертикальных миграциях черноморского зоопланктона существенную роль играет свет, заставляющий мигрантов преодолевать очень значительные температурные градиенты.

В. Г. Богоров [7, 9—11] сопоставил вертикальное распределение планктона полярных морей в разные сезоны. Он указывает, что суточные миграции совершаются только при чередовании света и темноты, например летом в Белом море, а осенью и в Баренцевом море и вообще в морях высоких широт. На подобные миграции в проливах Шокальского и Вилькицкого указывает также В. Л. Хмызникова [66].

То что суточные вертикальные миграции зоопланктона вызываются в первую очередь световыми раздражениями, считает доказанным и С. Н. Скадовский [62, 63]. Оперативно удаляя стадоцисты у мизид, Фоксон [85] наблюдал сохранение вертикальных перемещений подопытных животных под влиянием света.

В последние годы гидроакустическая техника позволила зарегистрировать закономерные вертикальные перемещения зоопланктона под влиянием суточных колебаний освещенности [17, 79, 83, 99, 112].

При сборе материала для настоящей статьи были изучены и вертикальные перемещения зоопланктона. Для этого использовали сеть из частого газа, которую привязывали к верхней подбуре трала и, следовательно, облавливали придонные слои воды.

В табл. 4 приведены результаты серии ловов, выполненных в 57 рейсе «Персея-2» у фиксированной точки (сбор и обработка материалов произведены С. С. Дробышевой).

Таблица 4

Количество эуфаунид в придонном слое (за 1 час лова притраловой сетью)

Дата	Время отдачи стопора	Количество эуфаунид	Дата	Время отдачи стопора	Количество эуфаунид
15 апреля	19-05	214	16 апреля	3-50	54
15 "	21-40	211	16 "	7-25	386
15 "	23-25	0	16 "	10-40	1494
16 "	2-00	1	16 "	14-15	242

Как видно из табл. 4, количество эуфаунид у дна закономерно менялось в течение суток, возрастая днем и уменьшаясь ночью. Несомненно, здесь сказывалось то, что эуфауниды поднимались в толщу воды при наступлении темноты и возвращались ко дну с рассветом.

Таким образом, из ряда исследований совершенно очевидна роль света в регулировании суточных вертикальных миграций рыб и зоопланктона.

Для выяснения вопроса о влиянии других гидрометеорологических факторов, в первую очередь температуры и химизма воды, у фиксированной точки была взята серия проб воды с разных горизонтов с одновременным измерением температуры. Полученные пробы подвергались немедленному и довольно полному химическому анализу. Это позволило сопоставить суточные вертикальные миграции рыб с колебаниями температуры и химизма воды в разных слоях.

В табл. 5 приведены такого рода данные, полученные в 57-м рейсе «Персея-2» на одной из суточных станций. Судя по траловым уловам и записям эхолота в районе работы, треска и пикша совершали типичные суточные вертикальные миграции. Находились ли эти миграции в какой-либо связи с температурой и химическим составом разных слоев воды?

Данные табл. 5 заставляют ответить на этот вопрос отрицательно. В самом деле, ни один показатель не имеет суточного ритма, совпадающего хотя бы приблизительно с суточным ритмом вертикальных миграций рыбы. Многие из исследованных свойств воды оказались постоянными; их отклонения от среднесуточного уровня составляли доли процента. Другие показатели, например придонная температура, колебались более заметно, но эти колебания совершенно не увязываются с периодикой вертикальных миграций.

В следующем рейсе «Персея-2» тепловые и химические условия оставались в общем такими же, однако суточные вертикальные миграции рыб и зоопланктона прекратились.

Другая серия гидрологических и гидрохимических анализов была проведена 30 октября 1954 г. в северо-центральном районе. Постоянное место корабля обеспечивалось визуальной ориентацией на плавучий маяк. Полученные данные приведены в табл. 6 (все гидрохимические анализы выполнены Л. С. Пономаренко).

Как видно из табл. 6, соленость и содержание фосфатов с глубиной возрастают, а температура, насыщение кислородом, содержание нитритов и активная реакция, напротив, уменьшаются. Весьма существенно, что все показатели гидрологического и гидрохимического режима в каждом горизонте остаются почти неизменными на протяжении суток.

Между тем 30 октября 1954 г. в северо-центральном районе довольно отчетливо проявлялись суточные вертикальные миграции и вызванные ими колебания траловых уловов.

Таблица 5

Температура и химический состав воды в разных горизонтах
15 апреля 1953 г.

Время взятия пробы в часах и минутах	Горизонт в м	Температура в °С	Соленость в ‰	Плотность	Насыщение кислородом в ‰	Фосфаты в мг/м ³	Активная реакция
0—00	0	1,14	34,74	0,902785	99	24	8,01
	50	1,12	34,76	0,902787	99	24	8,01
	145	1,14	34,74	0,902785	98	24	8,01
3—55	0	1,06	34,67	0,902780	99	23	8,01
	50	0,98	34,65	0,902779	99	23	8,01
	145	1,03	34,65	0,902779	98	23	8,01
8—05	0	1,08	34,72	0,902784	99	23	8,01
	50	1,00	34,72	0,902784	100	23	8,01
	151	1,02	34,74	0,902786	96	23	8,01
13—00	0	1,56	34,70	0,902779	100	23	8,04
	50	1,18	34,70	0,902782	99	23	8,04
	129	1,43	34,72	0,902781	97	23	8,04
17—25	0	1,21	34,67	0,902779	100	23	8,02
	50	1,01	34,67	0,902780	100	23	8,02
	145	1,11	34,78	0,902789	98	24	8,02
23—45	0	1,25	34,67	0,902779	99	23	8,01
	50	1,05	34,67	0,902780	99	23	8,01
	141	1,25	34,76	0,902786	—	—	—

Все вышеприведенные данные доказывают, что суточные вертикальные миграции водных животных совершаются не благодаря, а скорее вопреки влиянию гидрологического и гидрохимического режима. Ведь обычно в средних горизонтах температура и химизм воды иные, чем в придонных. Казалось бы, эти различия водного режима могут создать труднопроходимый барьер для морских животных. На деле не так: мигрирующие организмы дважды в сутки быстро и беспрепятственно меняют физико-химическое окружение.

Обращаясь к табл. 6, заметим, что ночью на глубине 100 м температура равнялась почти 5°, а днем у дна еле превышала 3°. Как показал эхолот, рыба на протяжении суток перемещалась от дна до средних слоев и обратно, испытывая при этом изменение температуры почти на 2°.

По данным Н. Н. Зубова [27], в юго-западной части Баренцева моря на глубинах 25—50 м суточные колебания температуры достигают 2,57°, что вызвано приливо-отливными явлениями. Периодичность при-

Температура и химический состав воды в разных горизонтах

Дата	Время взя- тия пробы	Гори- зонт в м	Темпе- ратура в °	Соле- ность в %	Насы- щение кисло- родом в %	Фосфаты в мг/м ³	Нитриты в мг/м ³	Активная реакция
29 октября	19—20	0	5,5	34,85	95	23	1,35	8,01
		25	5,38	34,85	95	23	1,50	8,02
		50	5,37	34,85	94	25	1,50	8,02
		100	4,98	34,94	91	25	Следы	7,98
		270	2,36	35,01	89	27	0	7,97
30 "	1—35	0	5,5	34,63	96	20	1,50	8,03
		25	5,41	34,63	96	20	1,50	8,04
		50	5,40	34,67	95	20	1,50	8,02
		100	4,92	34,85	91	21	Следы	7,98
		235	3,67	35,01	90	31	0	7,97
30 "	8—45	0	5,5	34,60	95	23	1,50	8,03
		25	5,36	34,67	96	23	1,50	8,02
		50	5,38	34,67	96	23	1,42	8,02
		100	4,90	34,88	92	24	Следы	7,97
		233	3,56	35,01	90	25	0	7,97
30 "	16—00	0	5,4	34,60	96	23	1,50	8,02
		25	5,40	34,61	96	23	1,35	8,01
		50	5,52	34,88	95	24	0,90	8,01
		100	4,88	34,91	94	26	0	7,98
		235	3,06	35,01	93	28	0	7,97
30 "	20—45	0	5,3	34,58	96	22	1,50	8,03
		25	5,22	34,60	96	22	1,35	8,04
		50	5,11	34,87	92	24	0,90	8,02
		100	4,76	34,94	92	26	Следы	7,99
		253	2,14	35,05	91	28	0	7,97

ливов не совпадает с чередованием света и темноты; следовательно, мигрирующая рыба нередко претерпевает весьма значительные изменения температуры (и химизма) воды.

Резкие температурные колебания выдерживают и планктонные животные во время суточных вертикальных миграций. Так, *Calanus finmarchicus* поднимается летом из слоев с температурой 8,5° в слои с температурой 22—24° [51]. Черноморская *Sagitta euхина* ночью поднимается из глубоких слоев с температурой ниже 10° в поверхностные слои с температурой 19—23° [53].

Планктонные ракообразные полярных морей летом держатся на постоянной глубине, испытывая при этом резкие колебания физико-химических свойств воды [10, 11]; в частности, температура может в течение суток измениться на 3°.

Температурные различия между поверхностью и глубиной особенно велики в тропических морях. В Атлантике на 35-й параллели поверхностная температура на 7° выше, чем температура на глубине около 600 м; на 20-й параллели разница в температуре воды на указанных горизонтах достигает уже 16° [101]. Между тем вертикальные миграции рыб происходят и в экваториальных широтах. Никольс и Марфи [103]

очень красочно описывают массовое появление глубоководных организмов близ поверхности моря (это наблюдалось мартовской ночью на четвертом градусе широты, у побережья Колумбии). На поверхности появились также типично глубоководные рыбы, например *Mustophilus auro-laternatum*. Поднявшиеся из глубин экземпляры, разумеется, претерпели весьма значительное изменение температуры воды.

Следует подчеркнуть, что мигрирующие водные животные сменяют горизонты с различными температурами очень быстро. Н. М. Книпович [33] сообщает о каспийских мизидрах, поднимающихся за час с четвертью на 90 м. У некоторых атлантических ракообразных скорость вертикального передвижения доходит до 125 м/час [113]. Южноатлантическая *Euphausia frigida*, по данным Харди и Гюнтера [89], за 1—2 часа перемещается по вертикали почти на 200 м; *Calanus simillimus* поднимается на 50 м в час. М. Е. Виноградов [19] сообщает, что тихоокеанская *Metridia okhotensis* опускается со средней скоростью более 80 см/мин, а другие, более крупные планктеры — даже со скоростью нескольких метров в минуту. В. Г. Богоров [8] указывает для каспийского веслоногого рачка *Eurytemora grimmeri* одинаковую при подъеме и спуске скорость, равную 2 см/сек.

Таким образом, при суточных вертикальных миграциях животные легко преодолевают значительные температурные градиенты.

На примере байкальской фауны А. А. Захваткин [22] показывает, что животные, совершающие суточные вертикальные миграции, весьма эвритермны. Температура не вызывает и не регулирует вертикальных миграций, хотя иногда может их ограничивать. Так, М. Е. Виноградов [19] отмечает, что в Охотском и Беринговом морях суточные вертикальные миграции зоопланктона имеют относительно небольшую протяженность, что объясняется очень холодным промежуточным слоем воды, преграждающим мигрантам путь в глубину. То же пишет К. А. Бродский [14] о планктоне северо-западной части Японского моря. Как указывает Ю. Ю. Марти [45], в районе Гусиной банки большой вертикальный градиент температуры как бы прижимает рыбу ко дну и тем способствует увеличению ее придонных концентраций. По В. Н. Никитину [52], вертикальное распределение черноморского зоопланктона в течение всего года ограничивается определенными изотермами. Проникновение планктонных ракообразных не глубже слоя с определенной минимальной температурой отмечают А. П. Кусморская [43], М. М. Камшилов [29].

Внезапное вторжение холодных водных масс может не только нарушить ход суточных вертикальных миграций, но даже вызвать массовую гибель рыб и других водных животных [47, 81, 88, 94, 97, 110]. Во всех подобных случаях изменение температуры выступает не как движущая причина, а скорее как помеха для суточных вертикальных миграций.

Примерно то же можно сказать и о химизме воды. С. В. Бруевич [16] отмечает, что в Баренцевом море содержание фосфатов, нитритов и кремнекислоты изменяется не периодически или с периодом выше суточного (под влиянием приливо-отливных волн). Следовательно, колебания химизма воды не синхронизированы с вертикальными миграциями водных животных.

Байкальские пелагические формы, мигрирующие в толще воды, испытывают весьма резкие колебания физико-химических факторов, особенно в июле, при наиболее резкой стратификации этих факторов [22]. Планктонные животные Южной Атлантики, мигрируя, меняют горизонты, заметно различные по активной реакции среды и содержанию кислорода [89].

В. Г. Богоров [6] отмечает, что вертикальное распределение баренцевоморского и беломорского планктона не связано с содержанием кислорода. Конечно, мигрирующие животные не проникают в слои, где содер-

жание кислорода ниже некоторого минимума, например в глубины Черного моря [55]. Другими словами, кислород, как и температура воды, может ограничивать, но не направлять суточные вертикальные миграции водных животных.

Мигранты подвергаются быстрой и значительной смене давления воды. Эхолотные записи свидетельствуют, что треска и пикша в течение нескольких часов поднимается на 100 м от дна; при этом давление падает приблизительно на 10 атм. Известны и более значительные перемещения рыб по вертикали. Н. М. Книпович [33], ссылаясь на данные Иорты, упоминает о североатлантических рыбах, поднимающихся ночью с глубин 1500 м до глубин 150 м. Эти рыбы, следовательно, испытывают изменение давления более чем на сто атмосфер.

Весьма велик размах вертикальных передвижений и у беспозвоночных животных. Уотермен, Нуннемахер, Чейс и Кларк [113], обобщившие обширные литературные данные, указывают, что из всех планктонных животных антарктических вод наибольшую суточную миграцию совершает *Pleuromamma robusta*. Этот веслоногий рачок ночью поднимается в верхнюю 100-метровую толщу воды, днем опускается на глубины более 600 м. Как указывает М. Е. Виноградов [18], суточные вертикальные миграции зоопланктона в Тихом океане прослежены до глубины 750 м.

Следовательно, и огромные изменения давления воды не служат препятствием для животных, совершающих суточные вертикальные миграции.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Как показано в предыдущих разделах, из всех гидрометеорологических факторов только освещенность моря выступает как движущая сила суточных вертикальных миграций рыб и зоопланктона. Остальные физико-химические свойства водной среды могут оказать на миграцию только косвенное влияние. Так, от прозрачности воды зависит глубина проникновения света; поэтому в мутной воде вертикальные миграции имеют меньшую амплитуду, как это видно на примере сельдевых рыб [57, 106]. Проникновение света в толщу воды может быть затруднено и ледовым покровом; по этой причине в Байкале суточные вертикальные миграции зоопланктона зимой выражены гораздо слабее, чем летом [36, 37].

Как уже указывалось, слой опресненных или очень холодных вод может ограничить размах суточных вертикальных миграций [14, 19, 52]. Наконец, как утверждают А. А. Захваткин [22], М. М. Кожов [37], влияние ветра сказывается главным образом в нарушении правильного хода суточных вертикальных миграций.

Чем же объясняется исключительная роль света в регулировании суточных вертикальных миграций водных животных? Что именно оказывается жизненно важным для мигрантов—сам свет или какие-либо условия, сопряженные с определенной степенью освещенности?

Многие исследователи склонны рассматривать дозировку света как физиологический фактор, необходимый для нормальной жизнедеятельности водных животных, а потому и определяющий горизонт их обитания. Так, по мнению В. Г. Богорова, зоопланктон преодолевает самые резкие изменения физико-химических условий, стремясь сохранить оптимальный, по условиям освещения, горизонт обитания [11]. Весьма убежденным сторонником подобной точки зрения выступает М. Е. Виноградов [19], по мнению которого планктонные животные мигрируют вглубь, спасаясь от «губительного действия света»; роль красного пигмента у калянуса заключается якобы в защите от света при длительном пре-

бывании рачка близ поверхности. Л. А. Зенкевич [26] также считает, что вертикальные миграции планктона связаны с отрицательным фототропизмом. Возможно, что в формировании этого явления играет какую-то роль и защита от врагов, но вряд ли главную. По Л. А. Зенкевичу, избегание света вызывается его непосредственным вредоносным действием на водных животных.

Однако убедительных доказательств вредности света для планктонных животных пока нет. Напротив, по экспериментальным данным Лебур [95], дозировка света не влияет даже на пигментацию развивающихся эуфаузиид. Трудно допустить, чтобы предполагаемое «губительное действие» было свойственно и лунному свету, который, как известно, вызывает вертикальные миграции рыб [107] и планктона [19, 35]. Наконец, вертикальные миграции вызываются даже светом, проникшим сквозь толстый ледовый покров [36, 37].

Предположение о самодовлеющем значении света как фактора вертикальных миграций затрудняет решение следующих вопросов. Почему вертикальные миграции протекают неодинаково в зависимости от пола и стадии развития особи [5, 12, 13, 29, 102]? Почему в миграциях участвуют не все особи, даже идентичные по полу и стадии развития [89, 98]? Почему опускание вглубь иногда начинается раньше первых признаков рассвета [19, 22, 98]?

Гораздо более удовлетворительным кажется другое объяснение рассматриваемого явления. Существует много данных о тесной зависимости между суточными вертикальными миграциями планктона и поедающих его рыб. Для сельди это указывают Лебур [95], Лукас [96], В. Г. Богоров [7]. Рыба мерлуза мелких размеров также поднимается в верхние слои вслед за эуфаузидами, которыми питается [90]. Треска и пикша регулярно покидают придонные горизонты, преследуя планктон и пелагических рыб [23, 24, 46, 76, 77]. Ссылаясь и на собственные наблюдения и на вековой опыт рыбаков, М. М. Кожов [35] указывает, что омуль повторяет вертикальные миграции планктонных ракообразных. Н. И. Чохури [68] считает, что суточные вертикальные миграции зоопланктона можно считать одним из наиболее существенных факторов, обуславливающих суточные вертикальные передвижения хамсы. Е. В. Боруцкий [13] также отмечает, что одновременно с суточными горизонтальными и вертикальными миграциями ракообразных наблюдаются и соответствующие миграции рыб. На тесную связь между суточными вертикальными миграциями рыб и зоопланктона ссылаются также Н. И. Чугунова и К. И. Юданов [69], Н. И. Кашкин [30].

Хищные представители зоопланктона, как и рыба, при суточных вертикальных миграциях следуют за своей добычей. М. Е. Виноградов [17] отмечает роль подобных миграций в питании глубоководного планктона. Л. А. Пономарева [60, 61] считает, что эуфаузииды питаются веслоногими рачками преимущественно в верхнем 50-метровом слое воды, причем наиболее интенсивно ночью и вечером. На питание эуфаузиид главным образом в верхних горизонтах указывает и Лебур [95].

Что касается растительных планктонных форм, то их подъем к поверхности вызывается обилием фитопланктона в верхних слоях воды. Н. В. Морозова-Водяницкая [50] сообщает, что в Черном море количество фитопланктона резко уменьшается ночью вследствие выедания его зоопланктоном. Голд [87] показал, что *Calanus finmarchicus*, совершающий суточные вертикальные миграции, питается главным образом в поверхностных горизонтах.

Как отмечают К. А. Бродский [14], В. Л. Хмызникова [67], В. Н. Никитин [54], М. Е. Виноградов [18], А. Е. Крисс, В. И. Бирюзова, Е. А. Рукина [41], А. Трофимов [65], биомасса планктона обычно бывает наибольшей в верхних горизонтах, уменьшаясь с глубиной. Только в не-

многих водоемах биомасса отдельных групп с глубиной возрастает; так, например, распределение микроорганизмов в Черном море [40].

Таким образом, поднимаясь в верхние слои, растительноядные представители зоопланктона попадают в зону, богатую пищей. Почему, однако, они не держатся там круглосуточно?

Многие факты и соображения свидетельствуют о том, что дневное погружение на глубины имеет для зоопланктона защитное значение. В самом деле, планктоноядные рыбы разыскивают добычу, руководствуясь в основном зрительными восприятиями, следовательно, зоопланктон близ поверхности в относительной безопасности находится только ночью. Дневная миграция вглубь, в толщу воды, не есть пассивное погружение. Как показал В. Г. Богоров [8], каспийская *Eurytemora grimaldi*, совершая вертикальные миграции, двигается и при подъеме и при опускании почти с одинаковой скоростью, достигаемой активными плавательными движениями. Н. М. Книпович [34] сообщает о чрезвычайно быстром погружении черноморского калянуса. По Диец [83], тихоокеанский зоопланктон вечером за 1 мин. поднимается на 15—18 футов, утром за это же время опускается на 10—15 футов.

Таким образом, планктонные животные мигрируют вглубь не из-за «губительного действия» света, а скорее из-за безопасности пребывания и питания в условиях небольшой освещенности. Эту точку зрения защищают многие авторы, всего убедительнее М. М. Кожов [35] и И. И. Николаев [56]. Становится понятным, почему в суточных вертикальных миграциях участвуют не все особи; те, которые особенно хорошо наполнили пищеварительный тракт, остаются на глубине не только днем, но и ночью, не участвуя в очередном подъеме к поверхности [89]. Разной потребностью в пище объясняется и неодинаковое вертикальное распределение самцов и самок, молодых и старых особей. Некоторые планктонные формы начинают погружение еще до рассвета; это позволяет им заблаговременно достигнуть безопасного горизонта.

Следовательно, биологическое значение вертикальных миграций для зоопланктона можно сформулировать так: обеспечение пищей в наиболее безопасной обстановке. Суточные вертикальные миграции рыб также являются в основном пищевыми (трофическими). Безусловно прав старейший капитан-разведчик мурманского тралового флота М. И. Кузнецов, который указывает, что надо учитывать вертикальную миграцию рыбы, так как туда, где появляется пища, идет и рыба [42].

Едва ли можно предполагать «губительное действие света» на рыб. Как показали наши наблюдения из гидростата [44], мелкая треска и пикша держатся днем в мелководных бухтах при очень интенсивном освещении, не проявляя никаких признаков угнетения.

На первый взгляд не вполне ясны причины, вызывающие суточные вертикальные миграции трески при ее питании мойвой (весной) и сельдью (осенью). Весной мойва, идущая на нерест, почти не питается и не покидает поверхностной толщи воды. В поверхностных слоях держится и сельдь в осеннее время. Почему же в эти сезоны треска, кормящаяся мойвой или сельдью, совершает правильные вертикальные миграции и поднимается к поверхности только ночью, а не в любое время суток?

Для ответа на этот вопрос нужно учесть, что мойва и сельдь, подобно большинству планктоноядных рыб, ориентируются в окружающей среде главным образом при помощи зрения. На теле этих рыб нет или почти нет органов боковой линии, в головном мозгу сравнительно слабо развиты обонятельные доли [59]. У тресковых рыб зрительные восприятия играют гораздо меньшую роль. Глаза трески и пикши относительно невелики, на голове и туловище хорошо развиты органы боковой линии, усик на подбородке несет осязательную функцию; в головном мозгу, наряду со зрительными долями, хорошо развиты обонятельные.

Эксперименты, выполненные на некоторых тресковых рыбах, например на морском налиме [1, 2], показывают, что при отыскивании пищи подопытные экземпляры руководствуются больше осязанием, чем зрением. С треской и пикшей подобных экспериментов пока не проводилось, однако многие данные говорят о весьма большой роли осязательных и обонятельных восприятий в поведении этих рыб. Только участие обоняния можно объяснить, например, жадность, с которой треска хватается очищенное мясо моллюска [76], попадание трески на яруса в ночное время и ряд других фактов.

Зарегистрирована поимка слепого экземпляра трески, нормально питавшегося и нерестившегося [38].

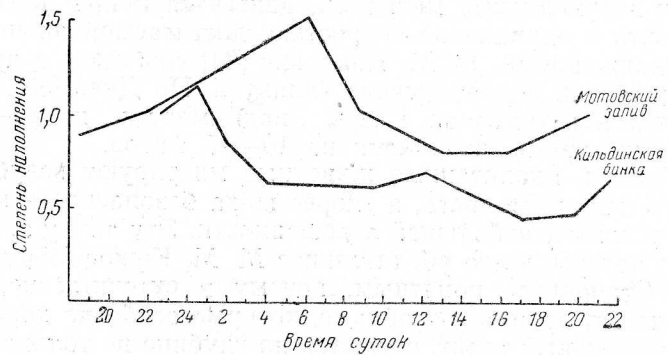


Рис. 6. Степень наполнения желудков трески в разное время суток.

Вполне понятно, что за пелагическими рыбами треска и пикша могут успешнее охотиться в темноте, чем на свету, а потому и поднимаются к поверхности именно ночью. Анализ содержимого желудков трески показывает, что весной и осенью она в ночное время питается интенсивнее, чем в дневное. На рис. 6 показано наполнение желудков трески в разное время суток. Материал собран в первых числах мая 1953 г. Желудки содержали почти исключительно мойву. Хорошо заметно, что наполнение желудков повышается ночью и снижается днем.

Такая же картина наблюдалась и осенью 1954 г., когда в питании трески существенную роль играла сельдь. Как видно из рис. 7, и общий индекс наполнения, и индекс наполнения по сельди ночью выше, чем днем.

По данным Е. С. Задульской и К. С. Смирнова [21], наполнение желудка трески обычно бывает наибольшим в 4—8 час. утра, т. е. после интенсивного ночного питания.

Если же главной пищей трески или пикши являются донные организмы, то наполнение желудков бывает выше в дневное время, когда кормящаяся рыба находится у дна. На рис. 8 приведены индексы наполнения желудка у пикши, пойманной в разное время суток на Канинской банке (анализы питания выполнены сотрудницей Мурманской биологической станции Р. Цеб). Для анализа содержимого желудков из каждого трала брали по 25 экземпляров пикши. Отметим, что в желудках пикши, пойманной ночью, нередко обнаруживали сельдь.

Несколько особый случай был отмечен в апреле 1954 г. В прибрежные районы подошли исключительно мощные скопления мойвы, которая держалась во всей толще воды от поверхности до дна. В этот период не наблюдалось вертикальных миграций трески и пикши, что вполне понятно, так как эти рыбы в изобилии находили себе пищу в любом горизонте, в частности и у дна. В описанном случае отсутствие суточных вертикальных миграций вполне понятно при допущении их трофи-

ческого характера, но необъяснимо по гипотезе «избегания света». Ведь в апреле хорошо выражено чередование светлого и темного времени суток.

Ночные подъемы к поверхности с усилением питания свойственны не только треске и пикше, но и ряду других рыб, например молоди тюльки и перкарины, как указывает Н. И. Кашкин [30]. Названный автор правильно связывает суточные вертикальные миграции изученных им рыб с питанием, но не может объяснить, почему перкарина питается интенсивнее ночью, а тюлька—днем. Между тем причина очень проста: при преследовании добычи тюлька руководствуется преимуществен-

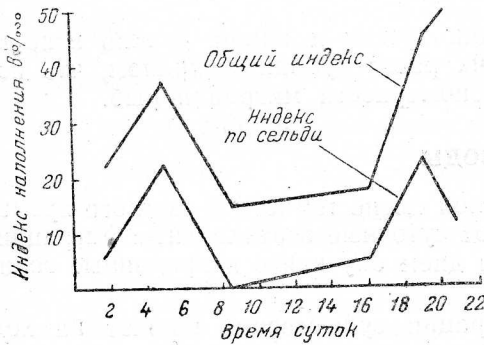


Рис. 7. Индекс наполнения желудков трески в разное время суток.

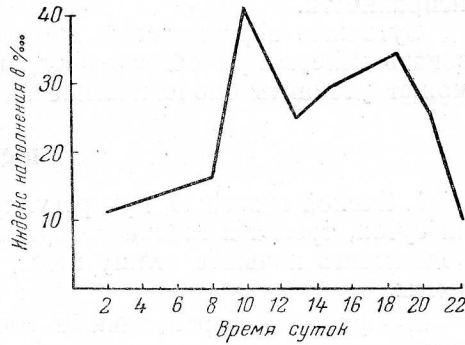


Рис. 8. Индекс наполнения желудков пикши бентосом в разное время суток.

но зрением, перкарина—другими рецепторами. Поэтому для перкарины биологически выгодно охотиться в темноте, поднимаясь для этого ночью к поверхности. Не сам по себе свет важен для мигрантов, а создаваемые освещенностью условия преследования добычи или избегания хищников.

Мы считаем, следовательно, что для животных, совершающих суточные вертикальные миграции, свет играет роль ориентирующего фактора. Движение к зоне определенной освещенности есть рефлекторный акт, на что правильно указывает С. Г. Зуссер [28], однако ошибочно считающая такие рефлексы условными. Нельзя, конечно, говорить об условных (приобретенных) рефлексах только что вылупившейся личинки сельди. По некоторым данным [82], даже икра морской камбалы реагирует на свет, погружаясь в средние слои днем и поднимаясь к поверхности ночью. Таким образом, правильнее рассматривать вызываемые светом движения водных животных как рефлексы безусловные (врожденные). Рефлекс на свет, однако, может подавляться рефлексом непосредственно на пищу; рыба не уходит из горизонтов, изобилующих кормом, несмотря ни на какие колебания освещенности.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ТРЕСКИ И ПИКШИ

Как отмечалось выше, суточные вертикальные миграции трески и пикши ощутимо влияют на ход тралового промысла. Капитаны промысловых траулеров обязаны считаться с регулярными колебаниями уловов в течение суток. Чтобы наилучшим образом использовать промысловую обстановку, следует отнести на ночные часы все подготовительные работы (например, вооружение, замену, чинку тралов). Ночью желательно совершать и переходы по квадратам. Днем, в часы наилучших уловов, должно быть сделано максимальное количество тралений.

О суточных вертикальных миграциях не следует забывать и работ-

никам поискового флота. При обследовании района результаты тралений нужно оценивать с учетом времени суток. Небольшие подъемы, полученные ночью, еще не говорят об отсутствии рыбы: проверка того же района днем может дать гораздо лучшие результаты.

Во всех случаях, когда промысловики или разведчики сталкиваются с суточными вертикальными миграциями трески и пикши, огромную роль призвана сыграть гидроакустическая техника. Как показывает опыт последних лет, самопищущие эхолоты с большой точностью и достоверностью регистрируют скопления рыбы в толще воды. Поэтому для верного суждения о возможностях промысла необходимо следить за показаниями эхолота, который всегда должен находиться в полной исправности.

Суточные вертикальные миграции трески и пикши можно использовать теперь при облове последних разноглубинным тралом, что поможет уточнить биологические закономерности миграций рыб.

ВЫВОДЫ

1. Весной и осенью, при регулярной смене темного и светлого времени суток, треска и пикша совершают суточные вертикальные миграции, поднимаясь ночью в толщу воды, а днем опускаясь в придонные горизонты.

2. Суточные вертикальные миграции существенно влияют на ход тралового промысла, так как поднявшуюся в средние слои треску и пикшу нельзя поймать донным тралом. Дневные уловы могут превышать ночные более чем на 40%.

3. Из гидрометеорологических факторов регулирующее влияние на суточные вертикальные миграции трески и пикши оказывают колебания освещенности. Ни температура, ни химизм воды не направляют суточных вертикальных миграций, а могут их только ограничить или нарушить.

4. Регулярно перемещаясь в толще воды, треска и пикша попадают в богатые пищей горизонты при слабой освещенности, позволяющей наиболее эффективно преследовать добычу.

5. Ночной подъем к поверхности обеспечивает зоопланктону питание; дневное погружение вглубь спасает зоопланктон от выедания рыбами.

6. При суточных вертикальных миграциях водных животных свет сам по себе не имеет жизненно важного значения, а лишь ориентирует мигрантов на передвижение в условия, наиболее удобные для питания и спасения от врагов.

7. При организации работы на промысловых траулерах необходимо учитывать влияние суточных вертикальных миграций на уловы трески и пикши. Второстепенные и подготовительные операции следует отнести на ночные часы, днем же надо стремиться выполнить максимальное количество тралений. За скоплениями рыбы в толще воды необходимо регулярно следить при помощи эхолота.

8. Создание разноглубинного трала позволит промыслу более активно использовать суточные вертикальные миграции трески и пикши и тем самым значительно расширит его возможности.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А. П., Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима, Журнал общей биологии, т. V, 1944, № 2.
2. Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р., К экспериментальному изучению питания рыб, Труды зоологического института АН СССР, т. VII, 2, 1941.
3. Батов К. П., Разведка кильки и наблюдения за ее поведением при помощи эхолота, «Рыбное хозяйство», 1955, № 1.

4. Бирштейн Я. А., Виноградов М. Е. и Чиндонова Ю. Г., Вертикальная зональность планктона Курило-Камчатской впадины, Доклады АН СССР, т. ХСV, № 2, 1954.
5. Богаевский В. Т., О наводке судов и кошельковым лове сахалинской сельди в 1954 г., «Рыбное хозяйство», 1955, № 8.
6. Богоров В. Г., Материалы по биологии Copepoda Баренцева и Белого морей, Бюллетень государственного океанографического института, вып. 4, 1932.
7. Богоров В. Г., Суточное вертикальное распределение планктона в полярных условиях, Труды ПИНРО, вып. 2, 1938.
8. Богоров В. Г., Суточная вертикальная миграция *Eurytemora grimmeri* в Каспийском море, Сборник, посвященный научной деятельности Н. М. Книповича, М.—Л., 1939.
9. Богоров В. Г., Суточное вертикальное распределение зоопланктона в полярных условиях (в Белом море), Труды ПИНРО, вып. 7, 1941.
10. Богоров В. Г., Суточная вертикальная миграция зоопланктона в полярных морях Доклады АН СССР, т. XL, № 4, 1943.
11. Богоров В. Г., Особенности суточной вертикальной миграции зоопланктона в полярных морях, Труды института океанологии АН СССР, т. I, 1946.
12. Боруцкий Е. В., К вопросу о суточных миграциях планктонных ракообразных и озерных, «Вестник Московского университета», 1949, № 3.
13. Боруцкий Е. В., К вопросу о цикличности и сезонных миграциях планктонных ракообразных в озерах, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. III, 1951.
14. Бродский К. А., Обзор количественного распределения и состава зоопланктона северо-западной части Японского моря, Труды зоологического института АН СССР, т. VII, вып. 2, 1941.
15. Бродский К. А., Вертикальное распределение веслоногих рачков (*Calanoida*) и связь Северного Ледовитого океана с Тихим и Атлантическим океанами, Доклады АН СССР, т. LXV, № 3, 1949.
16. Бруевич С. В. Очерк гидрохимии Баренцева моря, Труды государственного океанографического института, вып. 10 (22), 1948.
17. Виноградов М. Е., Роль вертикальных миграций зоопланктона в питании глубоководных животных, «Природа», 1953, № 6.
18. Виноградов М. Е., Вертикальное распределение биомассы зоопланктона Курило-Камчатской впадины, Доклады АН СССР, ХСVI, № 3, 1954.
19. Виноградов М. Е., Суточные вертикальные миграции зоопланктона дальневосточных морей, Труды института океанологии АН СССР, т. VIII, 1954.
20. Ганьков А. А., Токарев А. К., Юдович Ю. Б., Разведка и лов сахалинской преднерестовой сельди при помощи гидроакустических приборов, «Рыбное хозяйство», 1953, № 8.
21. Задульская Е. С. и Смирнов К. С., Суточный ход питания трески в промысловых районах Баренцева моря, Труды ВНИРО, т. IV, 1939.
22. Захваткин А. А., К познанию суточных вертикальных миграций байкальского зоопланктона, Труды Байкальской лимнологической станции, т. II, 1932.
23. Зацепин В. И., Питание пикши (*Melanogrammus aeglefinus* L.) в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной, Труды ПИНРО, вып. 3, 1939.
24. Зацепин В. И. и Петрова Н. С., Питание промысловых косяков трески вожной части Баренцева моря, Труды ПИНРО, вып. 5, 1950.
25. Зенкевич Л. А. (ред.), Материалы по питанию рыб Баренцева моря, Доклады первой сессии государственного океанографического института, № 4, 1931.
26. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I, Советская наука, 1951.
27. Зубов Н. Н., Гидрологические работы морского научного института в юго-западной части Баренцева моря летом 1928 г. на э/с «Персей», Труды государственного океанографического института, т. II, вып. 4, 1932.
28. Зуссер С. Г., Критика применения теории тропизмов к изучению поведения рыб. Журнал общей биологии, т. XIV, 1953, № 2.
29. Камшилов М. М., Материалы по биологии *Calanus finmarchicus* Gunner Баренцева и Белого морей, Труды Мурманской биологической станции, т. II, 1955.
30. Кашкин Н. И., Суточные вертикальные миграции молоди некоторых видов рыб Таганрогского залива в связи с ее питанием, «Вопросы ихтиологии», вып. 3, 1955.
31. Киселев О. Н., Научно-промысловая разведка рыбы эхолотом, «Природа», 1945, № 2.
32. Кисов Б. С., Пути развития тралового лова рыбы в северных морях, «Рыбное хозяйство», 1955, № 8.
33. Книпович Н. М., Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914—1915 гг., Труды Каспийской экспедиции 1914—1915 гг., т. I, Петербург, 1921.
34. Книпович Н. М., Гидрологические исследования в Черном море, Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции, вып. 10, 1932.
35. Кожов М. М., Животный мир озера Байкал, Иркутск, 1947.
36. Кожов М. М., Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб озера Байкал, «Вопросы ихтиологии», вып. 2, 1954.

37. Кожов М. М., Новые данные о жизни толщи вод озера Байкал, «Зоологический журнал», т. XXXIV, вып. 1, 1955.
38. Константинов К. Г., Слепая треска, «Природа», 1954, № 1.
39. Константинов К. Г., О суточных вертикальных миграциях трески и пикши, Производственный бюллетень Главмурманрыбпрома, № 1 (4), 1955.
40. Крисс А. Е., Роль микроорганизмов в биологической продуктивности Черного моря, «Успехи современной биологии», т. XXXVIII, вып. 1 (4), 1954.
41. Крисс А. Е., Бирюзова В. И. и Рукина Е. А., Распределение микроорганизмов в водной толще среднего и южного Каспия и их минерализующая деятельность, Доклады АН СССР, т. XCVII, № 2, 1954.
42. Кузнецов М. И., Северо-западные районы — перспективное место промысла, Производственный бюллетень Главмурманрыбпрома, № 1, 1954.
43. Кусморская А. П., Об изучении вертикального распределения морского планктона, Труды ВНИРО, т. XXVIII, Пищепромиздат, 1954.
44. Лагунов И. И., Опыт подводных наблюдений из гидростата, «Рыбное хозяйство», 1955, № 8.
45. Марти Ю. Ю., Промысловая разведка рыбы, Пищепромиздат, 1948.
46. Маслов Н. А., Донные рыбы Баренцева моря и их промысел, Труды ГИНРО, вып. 8, 1944.
47. Матасов М. И., Случай массовой гибели налима, «Природа», 1955, № 10.
48. Месяцев И. И., О структуре косяков трески, Труды ВНИРО, т. IV, 1939.
49. Моисеев П. А., Треска и камбалы дальневосточных морей, Известия ТИНРО, т. XL, 1953.
50. Морозова-Водяницкая Н. В., Фитопланктон Черного моря, Труды Севастопольской биологической станции, т. VIII, 1954.
51. Никитин В. Н., Вертикальное распределение планктона в Черном море, I, Сорерода и Cladocera, Труды особой зоологической лаборатории и Севастопольской биологической станции АН СССР, серия II, № 9, 1926.
52. Никитин В. Н., Влияние температуры на сезонные вертикальные миграции зоопланктона в Черном море, Труды Крымского научно-исследовательского института, т. II, вып. 2, 1929.
53. Никитин В. Н., Вертикальное распределение планктона в Черном море, II, Зоопланктон, кроме Сорерода и Cladocera, Труды Севастопольской биологической станции АН СССР, т. I, 1929.
54. Никитин В. Н., Основные закономерности распределения жизни в Черном море, Труды института океанологии АН СССР, т. III, 1949.
55. Никитин В. Н., и Мальм Е. Н., К вопросу о влиянии кислородного режима Черного моря на вертикальное распределение зоопланктона, Известия государственного института физических методов лечения им. И. М. Сеченова, т. II, 1928.
56. Николаев И. И., Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение, «Зоологический журнал», т. XXIX, вып. 6, 1950.
57. Николаев И. И., О глубине распространения салаки (*Clupea harengus tembras* L.) в Балтийском море, «Зоологический журнал», т. XXXIII, вып. 3, 1954.
58. Никольский Г. В., Роль биологии в развитии рыбной промышленности, «Вестник АН СССР», № 11, 1953.
59. Павловский Е. Н., и Курепина М. Н., Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания, Очерки по общим вопросам ихтиологии, М.—Л., 1953.
60. Пономарева Л. А., О питании эуфаунид Японского моря веслоногими рачками, Доклады АН СССР, т. XCVIII, № 1, 1954.
61. Пономарева Л. А., Питание и распределение эуфаунид Японского моря, «Зоологический журнал», т. XXXIV, вып. 1, 1955.
62. Скадовский С. Н., Физиологический анализ фототаксиса у дафнии (*Daphnia pulex* De Geer.), Ученые записки Московского государственного университета, вып. 33, 1939.
63. Скадовский С. Н., Экологическая физиология водных организмов, Советская наука, 1955.
64. Токарев А. К. и Киселев О. Н., О применении эхолотов при групповом поиске донных рыб, «Рыбное хозяйство», 1954, № 11.
65. Трофимов А., О вертикальном распределении прозрачности в море, «Метеорология и гидрология», 1938, № 6.
66. Хмызникова В. Л., Распределение биологических показателей в проливах Шокальского и Вилькицкого (по материалам экспедиции на л/п «Русанов» в 1932), Труды арктического института, т. 82, 1937.
67. Хмызникова В. Л., Распределение количества планктона в бассейне Белого моря как показатель гидрологических «полосов» тепла и холода, Труды государственного океанографического института, вып. 1 (13), 1947.
68. Чохури Н. И., К вопросу о суточных вертикальных миграциях планктона в Батумской бухте, Труды научной рыбохозяйственной и биологической станции Грузии, т. II, 1939.
69. Чугунова Н. И. и Юданов К. И., Опыт поиска рыбы эхолотом на Каспийском море, «Рыбное хозяйство», № 10, 1953.
70. Шмидт П. Ю., Миграции рыб, 2-е издание, М.—Л., 1947.

71. Ю данов И., Поиски сельди с помощью эхолота, «Рыбное хозяйство», 1940, № 11.
72. Ю дович Ю. Б., Разведка и промысел сахалинской сельди, «Рыбное хозяйство», 1954, № 10.
73. Я шнов В. А., Малый практикум по гидробиологии, М., 1952.
74. B alls R., Herring fishing with the echometer, Journal du Conseil, v. XV, N 2, 1948.
75. B alls R., Environmental changes in herring behaviour: a theory of light avoidance as suggested by echosounding observations in the North sea, Journal du Conseil, v. XVII, N 3, 1951.
76. Bigelow H. B. and Schroeder W. C., Fishes of the Gulf of Maine, Fish. bulletin of the fish and wildlife service, v. 53, 1953.
77. B ückmann A., Fishfang im Barentsmeer, mitteilungen des deutschen Seefischerei-Vereins, bd. XLVII, N 1, 1931.
78. Craig R. E., Echo-sounding for herring, part 1, The Fishing News, N 2048, 1952.
79. Craig R. E. and Baxter J. G., Observations in the sea on the reaction to ultra-violet light of certain sound scatterers, Journal of the Marine Biological Association, v. XXXI, N 2, 1952.
80. Damas D., Contribution a la biologie des gadides, Rapports et procès Verbaux des Réunions, v. X, 1909.
81. Dannevig A., The death of fish in very cold winters, Journal du Conseil, v. V, N 2, 1930.
82. Dannevig A. og Hansen S., Faktorer av betydning for fiskeeggenes af fiskeyngelens oppvekst, Fiskerdirektoratets Skrifter, Serie havunderokelser, v. X, №. 1, 1952.
83. Dietz R. S., Deep scattering layer in Pacific and Antarctic oceans, Journal of Marine Research, v. VII, N 3, 1948.
84. Driscoll F., A winter trip to the norwegian coast in the «Lord Willoughby», World Fishing, June, 1953.
85. Foxon G. E. H., The reactions of certain misids to stimulation by light and gravity, Journal of the Marine Biological Association, v. XXIV, N 1, 1940.
86. Le Gall J., La detection des banes de poissons, Rapports et procès Verbaux des Réunions, v. CXXXII, 1952.
87. Gauld D. F., Diurnal variations in the crazing of planctonic copepods, Journal of the Marine Biological Association, v. XXXI, N 3, 1953.
88. Hansen P. M. og Hermann F., Fisken og havet ved Gronland, Skrifter fra danmarks fiskeri, og Havundersogelser, N 15, 1953.
89. Hardy A. G. and Gunther E. R., The plancton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, Discovery Reports, v. XI, 1936.
90. Hickling B. A., Notes on Euphausiids, Journal of the Marine Biological Association, v. XIII, N 4, 1925.
91. Hodgson C. W., Spotting shoals with the recording sounder. Rapports et Procès Verbaux des Réunions, v. CXXVIII, 1951.
92. Hodgson W. C. and Fridriksson A., Report on echo-sounding and asdic for fishing purposes, Rapports et Procès Verbaux des Réunions, v. CXXXIX, 1955.
93. Jensen A. S. and Hansen P. M., Investigations on the Greenland cod (*Gadus callarias* L.), Rapports et Procès Verbaux des Réunions v. LXXII, 1931.
94. Jensen A. C., Mortality among porpoises, fish, and the larger crustaceans in the waters around Denmark in severe winters, Report of the Danish Biological Station, XXXV, 1929.
95. Lebour M. V., The Euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth and their importance as herring food, Journal of the Marine Biological Association, v. XII, N 2, 1924.
96. Lucas C. E., On the diurnal variation of size-groups of trawl-cought herring Journal du Conseil, v. XI, N1, 1936.
97. Lumby J. R. and Atkinson G. T., On the unusual mortality amongst fish during march and april 1929 in the North sea, Journal du Conseil, v. IV, N 3, 1929.
98. Macdonald R., Food and habits of *Meganyctiphanes norvegica*, Journal of the Marine Biological Association, v. XIV, N 3, 1957.
99. Marshall N. B., Bathypelagic fishes as sound scatterers in the ocean, Journal of Marine Research, v. X, N 1, 1951.
100. Meek A., The migrations of fish, London, 1916.
101. Moore H. B., The relation between the scattering layer and the euphausiacea. Biological Bulletin, v. 99, N 2, 1950.
102. Nicholls A. G., On the biology of *Calanus finmarchicus*, III. Vertical distribution and diurnal migration in the clyde sea-area, Journal of Marine Biological Association, v. XIX, N 1, 1933.
103. Nichols J. T. and Murphy R. C., A collection of fishes from the Panama bight, Pacific Ocean, Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 83, art. 4.
104. Parrish B. B., Echo-sounding for herring, part II, The Fishing News, N 2055, 1952.

105. Rasmussen B., Om floytelinefisket i holstensborgdjuptet Vest-Gronland, Fiskets Gang, N 13, 1954.
 106. Richardson J. D., Some reactions of pelagic fish to light as recorded by echosounding, Fishery Investigations, series II, v. XVIII, N 1, 1952.
 107. Russell F. S., The vertical distribution of marine macroplankton, III, Diurnal observations on the pelagic young of teleostean fishes in the Plymouth area, Journal of the Marine Biological Association, v. XIV, N 2, 1926.
 108. Russell F. S., The vertical distribution of plancton in the sea, Biological Reviews and Biological Proceedings of the Cambridge philosophical Society, v. II, N 3, 1927.
 109. Russell F. S., The vertical distribution of marine macroplankton, VIII, Further observations on the diurnal behaviour of the pelagic young of teleostean fishes in the Plymouth area, Journal of the Marine Biological Association v. XV, 1928.
 110. Simpson A. C., Some observations on the mortality of fish and the distribution of plancton in the Southern North sea during the cold winter 1946—1947, Journal du Conseil, v. XIX, N 2, 1953.
 111. Sund O. Echo-sounding in fishery research, Nature, v. 135, June 8.
 112. Tucker G. H., Relation of fishes and other organisms to the scattering of underwater sound, Journal of Marine Research, v. X, N 2, 1951.
 113. Waterman T. H., Nunnemacher R. T., Chace E. A. and Clarke G. L., Diurnal vertical migrations of deep-water plancton, The Biological Bulletin, v. LXXVI, N 2, 1939.
 114. Wood H. and Parrish B. B., Echo-sounding experiments on fishing gear in action. Journal du Conseil, v. XVII, N 1, 1950.
-