

УДК 595.371 : 574.91 (282.247.212)

ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНЫХ МИГРАЦИЙ АМФИПОД *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBBING, 1899) В ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЕ ШХЕРНОГО РАЙОНА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Д. С. Дудакова^{1*}, М. Д. Петухова², А. Д. Старухина¹

¹ Институт озераведения РАН, СПб ФИЦ РАН (ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105), *Judina-D@yandex.ru

² Вологодский государственный университет (ул. Ленина, 15, Вологда, Россия, 160000)

В летний период 2020 и 2021 гг. в шхерной литорали Ладожского озера проведено исследование суточных миграций амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) байкальского происхождения. Эти организмы являются важным кормовым объектом рыб и, соответственно, играют значимую роль в водных экосистемах, поддерживая их стабильность и обеспечивая высокий уровень биологических запасов. Для этого изучаемого вида характерно наличие активных перемещений – миграций. Изучение миграций амфипод и выявление мест их концентрации позволяет обнаружить потенциальные участки кормовой базы ихтиофауны. Феномен активных миграций известен для многих групп и видов гидробионтов и связан с более эффективным использованием пространства и ресурсов, защитой от хищников, перераспределением энергии. Пространственное перемещение как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении наблюдается, в частности у амфипод, в течение суток. Обычно в дневное время избегание хищников приводит к тому, что они зарываются в толщу грунта или прячутся под плотными субстратами, а со снижением освещенности выходят в толщу воды. Как показали наши исследования, важными факторами, влияющими на перемещения гмелиноидеса в мелководной литорали Ладожского озера, являются: тип биотопа, изменение температуры воды и воздуха, фаза Луны, облачность, скорость и направление ветра, освещенность, интенсивность и суммарное количество осадков. Показаны закономерности влияния этих факторов на плотность рачка. Работы позволили выявить ряд закономерностей суточной активности вида. Отмечены как вертикальные, так и горизонтальные миграции. Максимальная концентрация гмелиноидеса отмечается в промежуток между закатом и полночью и формируется за счет молодежи. Взрослые особи достигают максимума своей численности в толще воды в полночь. В дневное время амфиподы уходят из водной толщи мелководной зоны, зарываясь в мягкий грунт, или находят укрытия под каменистыми обломками.

Ключевые слова: литоральные амфиподы; скально-каменистые биотопы; зарослевые биотопы; вертикальные и горизонтальные миграции

Для цитирования: Дудакова Д. С., Петухова М. Д., Старухина А. Д. Особенности суточных миграций амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в литоральной зоне шхерного района Ладожского озера // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 6. С. 84–96. doi: 10.17076/lim1706

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН – СПб ФИЦ РАН по теме № 0154-2019-0001 «Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоемов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов».

D. S. Dudakova^{1*}, M. D. Petukhova², A. D. Starukhina¹. FEATURES OF DIEL MIGRATIONS OF *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) AMPHIPODS IN THE LITTORAL ZONE OF THE LAKE LADOGA SKERRIES REGION

¹ Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences (9 Sevast'yanova St., 196105 St. Petersburg, Russia), *Judina-D@yandex.ru

² Vologda State University (15 Lenina St., 160000 Vologda, Russia)

In the summer of 2020 and 2021, a study of diel migrations of Baikal-origin amphipods *Gmelinoides fasciatus* was conducted in the littoral zone of Lake Ladoga skerries. These organisms are an important food object for fish, and, accordingly, play a role in aquatic ecosystems, maintaining their stability and providing a high level of biological stocks. This species is noted for performing active movements, or migrations. Studying the migrations of amphipods and identifying the sites where they concentrate helps us detect the potential food-rich areas for fish. The phenomenon of active migrations is known for many groups and species of aquatic organisms and is associated with more efficient use of space and resources, protection from predators, and energy redistribution. Spatial movement, in both the vertical and the horizontal directions, is observed, in particular in amphipods, on a daily scale. As a rule, during daytime, they seek to avoid predators by burrowing into the ground or hiding under dense substrates, and as illumination decreases they re-enter the water column. As our research has shown, important factors affecting the movement of *Gmelinoides* in the shallow littoral area of Lake Ladoga are the following: the type of habitat, changes in water and air temperature, moon phase, cloud cover, wind speed and direction, illumination, precipitation intensity, and total rainfall. The study has revealed patterns in how these factors influence the population density of the crustaceans. A number of patterns were identified in the daily activity of the species. Both vertical and horizontal migrations were observed. The highest concentration of *Gmelinoides* was found between sunset and midnight and was formed by juveniles. Adults reach their maximum numbers in the water column at midnight. During the daytime, amphipods leave the water column of the shallow zone, burrowing into soft sediment or finding shelter under rocky debris.

Keywords: littoral amphipods; rocky habitats; macrophytethicket habitats; vertical and horizontal migrations

For citation: Dudakova D. S., Petukhova M. D., Starukhina A. D. Features of diel migrations of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) amphipods in the littoral zone of the Lake Ladoga skerries region. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 6. P. 84–96. doi: 10.17076/lim1706

Funding. The work was performed under of state assignment to the Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences – SPC RAS, theme #0154-2019-0001 “Comprehensive assessment of the dynamics of the ecosystems of Lake Ladoga and water bodies in its drainage basin under the impact of natural and anthropogenic factors”.

Введение

Миграции являются распространенным явлением, позволяющим животным наиболее рационально использовать имеющиеся ресурсы и способствующим расселению видов. Основными факторами, вызывающими миграционную активность, являются: свет, пищевые ресурсы, темпе-

ратура, пресс хищников, размножение, набор суммы температур, необходимый для развития в условиях холодноводного водоема, циркадные ритмы [Виноградов, 1959; Alldredge, King, 1985; Lindström, Fortelius, 1992; Rahkola et al., 1999; Burks et al., 2002; Barros, 2005; Мишарин и др., 2006; Семенченко, Разлуцкий, 2009; Тахтеев и др., 2019; Navarro-Barranco et al., 2020].

Среди беспозвоночных особенно сильно выражены суточные вертикальные миграции (синхронное движение на большие глубины на рассвете и подъем к поверхности в сумерках) пелагического планктона в глубоководных частях акваторий. Главную роль в миграционном комплексе часто играют ракообразные, в частности амфиподы. Последние способны совершать активные перемещения на расстояние в десятки и даже сотни метров в толще воды [Виноградов, 1959; Hiroki, 1980, 1988; Бессолицына, 2002; Meester, 2009; Bandara et al., 2021].

В мелководных частях акваторий роль вертикальных миграций несколько снижается и становятся более выраженными горизонтальные перемещения из одного биотопа в другой. На мелководье бентосные и планктонные сообщества более тесно взаимодействуют между собой, разделение между водной средой и грунтом становится более размытым [Lindström, Fortelius, 1992; Burks et al., 2002; Мишарин и др., 2006; Семенченко, Разлуцкий, 2009; Тахтеев и др., 2019; Navarro-Barranco et al., 2020].

Группу литоральных организмов (в том числе амфипод), способных как зарываться в грунт, так и активно двигаться в толще воды, часто обозначают как эмерджентный зоопланктон, подчеркивая, таким образом, их регулярное нахождение вне донного грунта в отличие от истинно бентосных видов [Navarro-Barranco et al., 2020]. Эти организмы являются важным кормовым объектом как планктоноядных, так и бентоядных видов рыб и, соответственно, играют очень важную роль в водных экосистемах, поддерживая их стабильность и обеспечивая высокий уровень биологических запасов, участвуя в ремобилизации донных отложений (биотурбации) [Бессолицына, 2002; Lomartire et al., 2021]. При изучении вертикальных миграций этой группы помимо перемещения в разных водных горизонтах рассматривается ее проникновение на разные глубины в толще грунта. Последнее тесно связано с типом грунта, его составом, механическими свойствами [Poznańska et al., 2013; Vadher, 2015; Patel et al., 2021]. Способность активно искать определенные убежища при возвращении на дно из толщи воды определяет горизонтальную пространственную сегрегацию донных видов амфипод и связано с распределением различных субстратов [Navarro-Barranco et al., 2020].

Исследование активных горизонтальных и вертикальных перемещений байкальского вселенца амфиподы *G. fasciatus* на Ладожском озере проводилось нами в бухте Петрокрепость (южная часть озера) в 2011–2012 гг.

В результате было отмечено наличие активных суточных миграций этого вида амфипод в литоральной зоне [Дудакова и др., 2015]. Исследования показали возрастные отличия в степени миграционной активности и в степени агрегированности молоди и взрослых животных. Изучение ночного миграционного комплекса, проведенное в 2020 г. Д. Ю. Карнауховым и Е. А. Курашовым, также подтвердило наличие суточных вертикальных миграций гмелиноидеса, однако менее интенсивное, чем в озере Байкал [Карнаухов, Курашов, 2020]. Следует отметить, что до сих пор суточные миграции амфипод Ладожского озера в разных его частях, в частности в северном шхерном районе, характеризующемся высоким разнообразием биотопов и сложностью подводных ландшафтов, изучены недостаточно.

Цель работы – выявить особенности суточных миграций амфипод вида *Gmelinoides fasciatus* в шхерном районе Ладожского озера в местах распространения различных биотопов.

Материалы и методы

Исследования проводились в течение двух лет в шхерном районе Ладожского озера на островах Ристисаари (с 23 июля по 8 августа 2020 г.) и Пелотсаари (с 4 по 12 августа 2021 г.). На о. Ристисаари работы велись на восьми станциях (рис. 1, А), на о. Пелотсаари – на четырех станциях (рис. 1, Б). Диапазон исследованных глубин 0,5–1 м. На исследованных участках были представлены различные биотопы; на первом преобладали зарослевые, на втором – скально-каменистые. Бухты, где проводились исследования, отличались по форме и по степени закрытости от гидродинамического воздействия.

Для выявления особенностей перемещений амфипод на исследуемых станциях несколько раз в сутки (в разные периоды с контрастной освещенностью) на участках с глубинами 1 м с помощью бентосного сачка (газ с размером ячеи 120 мкм) с диаметром входного отверстия 25 см проводился вылов организмов, встречающихся в толще воды. На каждой станции выполнялось 10 обловов при ходе сачка по траектории в виде восьмерки (длина пути, пройденного сачком за один облов, составляет приблизительно 3 м). Одновременно с этим на скально-каменистых биотопах и биотопах каменистых пляжей осматривались разноразмерные скальные обломки (по 10 штук с каждой точки). В период уменьшения своей суточной активности рачки цеплялись к нижней части камней и не уплывали при извлечении

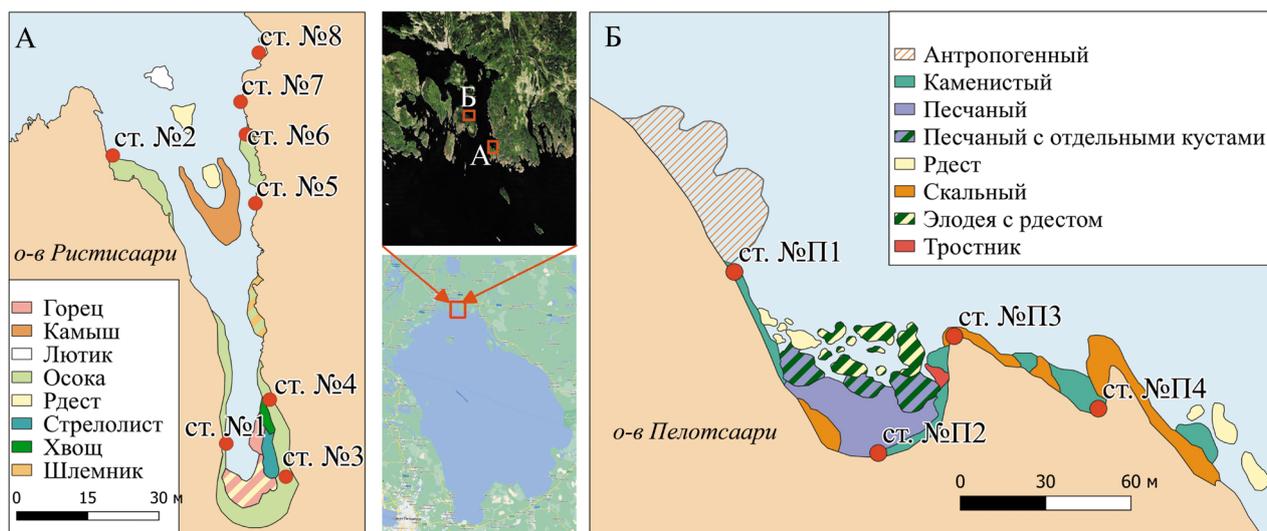


Рис. 1. Районы исследования и размещение станций отбора проб в исследованных бухтах на островах Ристисаари (А) и Пелотсаари (Б)

Fig. 1. Research areas and sampling stations in the studied bays on the islands of Ristisaari (A) and Pelotsaari (B)

обломка из воды, что обеспечивало возможность подсчета укрывающихся особей. Во всех случаях проводился учет численности выловленных амфипод, среди которых выделялись: рачки младших возрастов длиной менее 3 мм (отнесены к категории мейзообентос), старших возрастов и половозрелые (взрослые) самцы и самки. Параллельно с учетом суточной активности амфипод проводились метеорологические и астрономические наблюдения (фаза Луны, температура воздуха, атмосферное давление, облачность, скорость и направление ветра, интенсивность осадков; в 2021 г. помимо перечисленных параметров также учитывалась освещенность) и измерялась температура воды. В 2020 г. суточная температура воздуха за весь период проведения исследования миграций гмелиноиде-са колебалась в пределах 14,5–25,0°; воды – 14,0–20,2° (суточная разница между температурой воды в полдень и полночь составляла от 0,9 до 2,1°); суточное количество осадков – от 0 до 4,7 мм. Максимальное число осадков выпало 28.07.2020 г., в другие дни дожди были слабыми и непродолжительными. В 2021 г. суточная температура воздуха колебалась в пределах 14,8–20,0°; воды – 16,0–18,9° (суточная разница – от 0,6 до 1,2°); осадков в период исследований было мало – от 0 до 0,1 мм/сут., дожди практически отсутствовали.

Собраны данные за 58 временных периодов (34 в 2020 г. и 24 в 2021 г.). Отбор проб амфипод осуществлялся дважды в сутки в 2020 г. (в полдень и полночь) и четырежды – в 2021 г.

(на закате, в полночь, на восходе и в полдень). На некоторых станциях (ст. 1 и 2 в 2020 г. и ст. П4 в 2021 г.) исследования проводились с временным промежутком между отбором проб от 1 до 4 часов.

Статистическая обработка полученного массива данных выполнена в программе Statistica.

Результаты и обсуждение

При суммарном количестве обловов 167 в образцах обнаружено в общей сложности 5952 экземпляра амфипод. Встречено два литоральных вида: *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) и *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). Однако выраженная миграционная активность проявлялась только для последнего. Нативный вид *G. lacustris* в Ладожском озере почти полностью вытеснен байкальским вселенцем. В районе о. Ристисаари обнаружена единичная особь гаммаруса, на мелководье о. Пелотсаари – небольшая популяция, сконцентрированная на очень небольшом участке с заросшим дном. В пробах из толщи воды этот вид отсутствовал. Активные миграции амфипод именно байкальского происхождения в литорали и сублиторали Ладожского озера отмечены и в предшествующих исследованиях [Дудакова и др., 2015; Карнаухов, Курашов, 2020].

Вертикальные перемещения. В результате проведенных работ показано, что в ночное время происходит выход амфипод вида *Gmelinoides fasciatus* в толщу воды и уменьшение их числа под камнями (рис. 2).

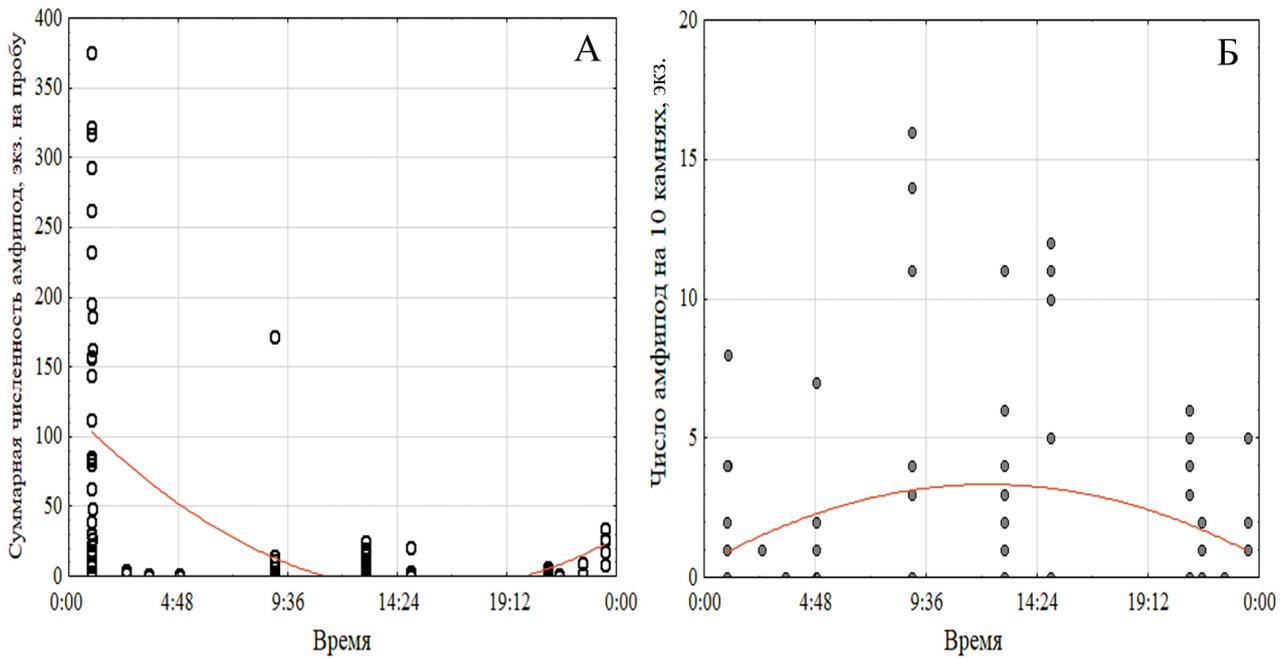


Рис. 2. Суточное изменение суммарной численности амфипод в толще воды (А) и под обломками (Б) на разных биотопах по данным наблюдений 2020–2021 гг.

Fig. 2. Daily change in the number of amphipods in the water column (A) and under debris (Б) at different biotopes according to observations in 2020–2021

В среднем за весь период исследований число рачков, выловленных в толще воды ночью (полночь), было в 37 раз выше по сравнению с дневными (полдень) показателями численности (табл. 1).

Наиболее полный ряд суточных данных, представленный для ст. П4 (2021 г.), позволил выявить максимальную концентрацию амфипод в толще воды через два часа после заката, во временной период около 23.30 (рис. 3, А). На всех других станциях, исследованных в 2021 г., в это время также отмечалась наивысшая концентрация амфипод в толще воды. Высокие значения численности были обусловлены

прежде всего выходом молоди. Взрослые крупные особи массово выходили в воду позднее – ближе к полуночи (рис. 3, Б). Подобная закономерность проявлялась для всех других станций, кроме ст. П1.

Проведенными исследованиями установлено, что биотопы, представленные каменистым субстратом, служат одним из вариантов убежища для гмелиноидеса в дневное время. Как сказано выше, под каменистыми обломками отмечалось большее концентрирование рачков днем по сравнению с ночным периодом (рис. 2, Б). Наиболее высокое число рачков отмечено для периода с 9.00 до 15.00.

Таблица 1. Межгодовые различия средней численности амфипод с исследованных станций островов Ристисаари и Пелотсаари в разное время суток

Table 1. Interannual differences in the average number of amphipods of the studied stations of Ristisaari and Pelotsaari islands at different times of the day

Год Year	Преобладающие биотопы Prevailing biotopes	Время суток Time of day	$N_{total\ амф}^1$ экз./пробу $N_{total\ амф}^1$ sp./sample
2020	растительные vegetable	полдень noon	$5 \pm 1,3$
		полночь midnight	$185 \pm 38,5$
2021	скально-каменистые rocky	полдень noon	0
		полночь midnight	$9 \pm 2,4$

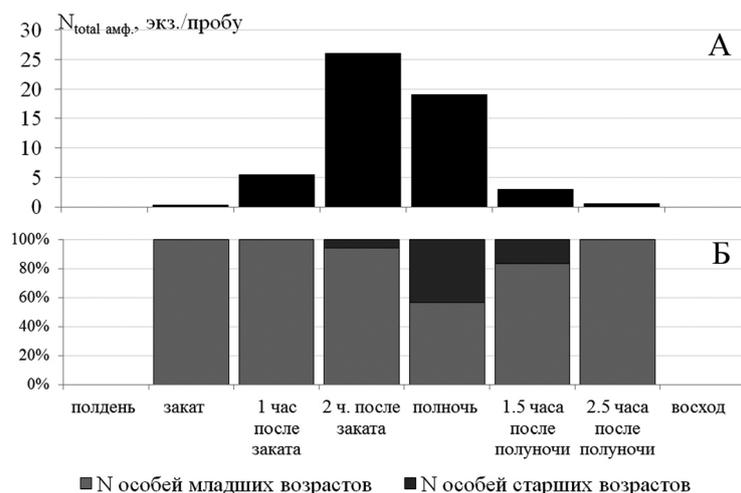


Рис. 3. Суточные изменения численности амфипод в толще воды на ст. П4 полигона на о. Пелотсаари

Fig. 3. Daily changes in the number of amphipods in the water column at Station П4 of the study polygon on the island of Pelotsaari

Горизонтальные перемещения гмелиноидеса фиксировались по суточным изменениям плотности рачков в толще воды на разных станциях. В заросшей бухте о. Ристисаари наибольшая концентрация амфипод отмечена ночью в зарослях осоки (рис. 4, А: ст. 4 и 6; рис. 5), особенно велика она была в кутовой части бухты (рис. 4, А: ст. 4). Причем доля крупных особей молоди старших возрастов и взрослых среди осоки оказалась выше, чем на всех остальных

биотопах (рис. 4, А: ст. 3, 4 и 6). На скальных и каменистых биотопах о. Пелотсаари, в том числе в бухте, число амфипод было на один порядок ниже, чем в бухте о. Ристисаари. Наименьшие значения средней численности амфипод в толще воды отмечены для ст. П3 в районе каменистого пляжа в кутовой части бухты (рис. 4, Б); наибольшие средние величины численности представлены для ст. П4 в вогнутой части мыса (рис. 4, Б; рис. 6).

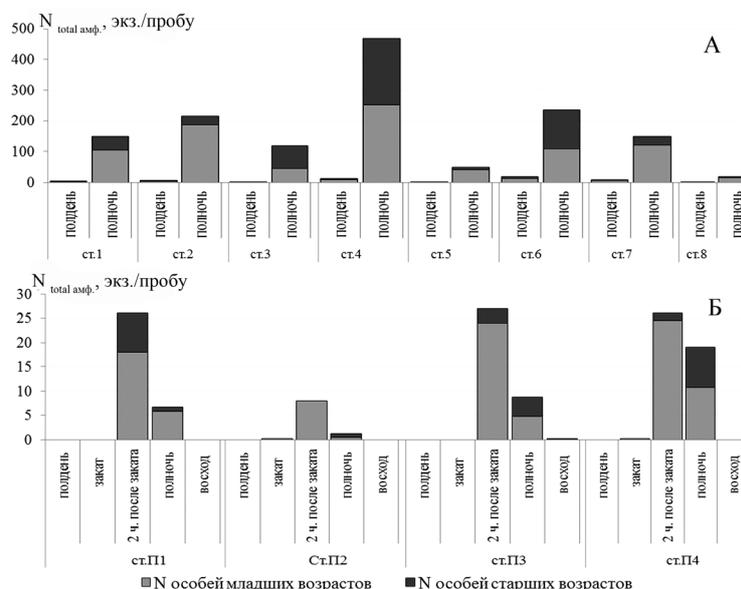


Рис. 4. Изменение численности амфипод *Gmelinoides fasciatus* в толще воды на станциях о. Ристисаари (А) и о. Пелотсаари (Б) в разные периоды суток

Fig. 4. Changes in the number of amphipods *Gmelinoides fasciatus* in the water column at the stations of Ristisaari Island (А) and Pelotsaari Island (Б) in different periods of the day

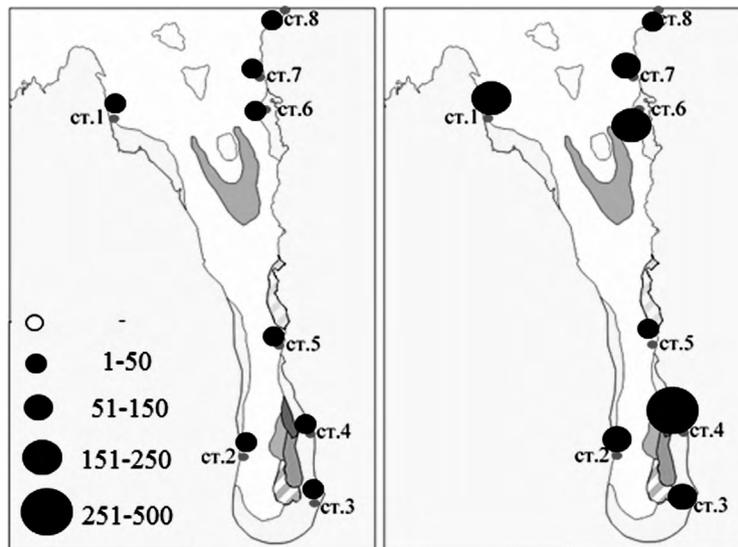


Рис. 5. Изменение общей численности амфипод (экз./пробу) в толще воды на станциях полигона о. Ристисаари в разные периоды суток – в полдень (слева) и в полночь (справа) по усредненным данным за 23.07–08.08.2020 гг.

Fig. 5. Change in the density of amphipods (sp./sample) in the water column at the stations of the Ristisaari Island landfill at different periods of the day (at noon – on the left and at midnight – on the right) according to the averaged data for 23.07–08.08.2020

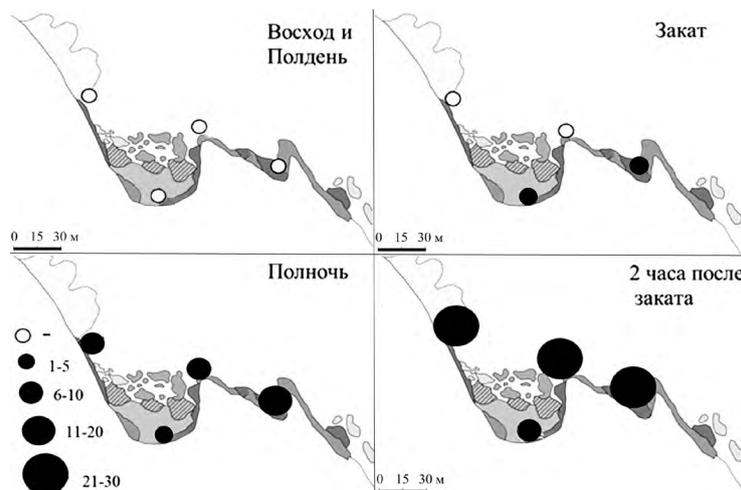


Рис. 6. Изменение численности амфипод (экз./пробу) в толще воды на станциях полигона о. Пелотсаари в разные периоды суток по усредненным данным за период 04–12.08.2021 г.

Fig. 6. Change in the density of amphipods (sp./sample) in the water column at the stations of the Pellotsaari Island landfill in different periods of the day according to the averaged data for the period 04–12.08.2021

Таким образом, в ночное время концентрирование амфипод в толще воды неоднородно на разных станциях, и в целом они избирают более сложно структурированные биотопы (рис. 7, А). Там, где имеются заросли, рачки однозначно предпочитают заросшую литораль по сравнению с каменистой, и их горизонтальные перемещения связаны

с переходом в зону растительности (рис. 5 и 6). В условиях преобладания незаросших скально-каменистых биотопов определяющим фактором, влияющим на распределение амфипод, становятся, вероятно, особенности гидродинамики, связанные с формой береговой линии и пространственной сложностью каменистых биотопов.

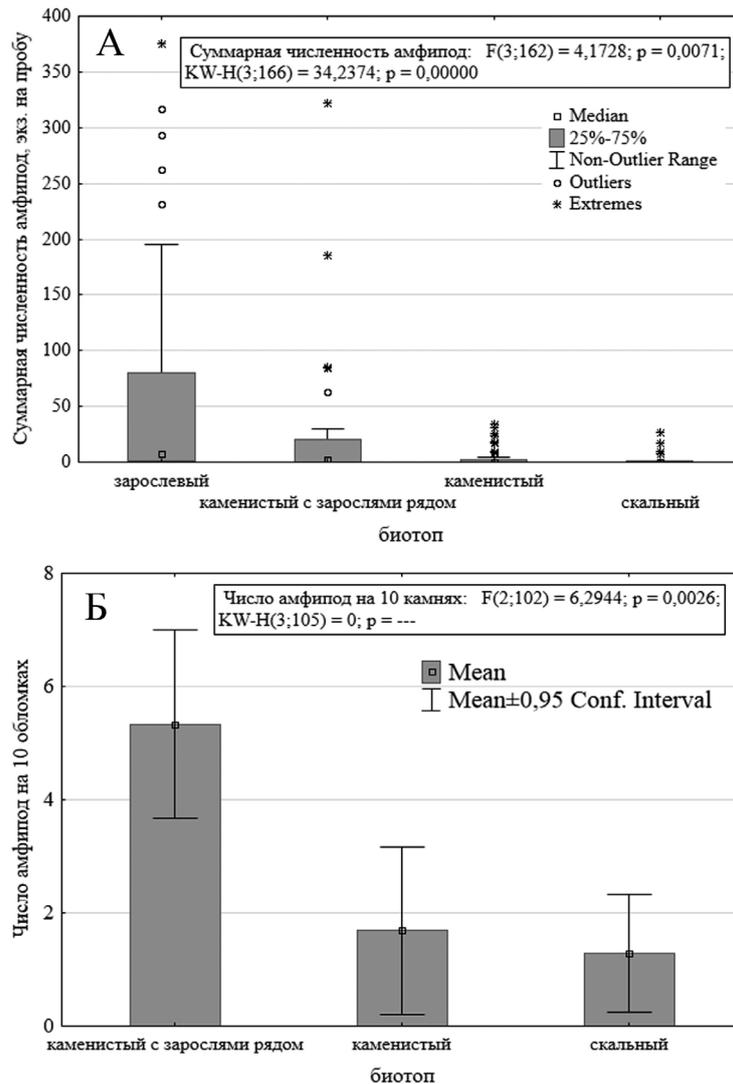


Рис. 7. Общая численность амфипод в толще воды (А) и на каменных обломках (Б) на разных типах биотопов исследованных участков в полночь (по результатам 2020–2021 гг.)

Fig. 7. The total number of amphipods in the water column (A) and on rocky fragments (Б) on different types of biotopes of the studied sites at midnight (according to the results in 2020–2021)

Согласно нашим данным, суточные изменения числа амфипод, укрывающихся под обломками, еще более существенно связаны с типом биотопов. Это указывает на наличие горизонтальных перемещений в избираемые рачками привлекательные участки. Наиболее предпочитаемыми являются обломки в зарослевой зоне литорали или каменистые пляжи с примыкающими зарослями макрофитов (рис. 7, Б). Больше амфипод было сосредоточено на участках с крупными и средними обломками. Между скалами и открытыми каменистыми пляжами достоверные отличия отсутствуют. В целом на обломках число

бокоплавов было несколько больше, чем на скалах.

Влияние фазы Луны и погодных условий.

Статистически значимых изменений в количестве мигрирующих рачков в зависимости от лунной освещенности и фазы Луны не выявлено. Однако отмечен общий тренд в усилении миграционной активности с повышением ночной освещенности (рис. 8). Это соответствует общей закономерности, проявляющейся в водоемах разных типов. Например, для планктонных видов ракообразных также известно, что наиболее активно вертикальные миграции проявляются в полнолуние [Rios-Jara, 2005].

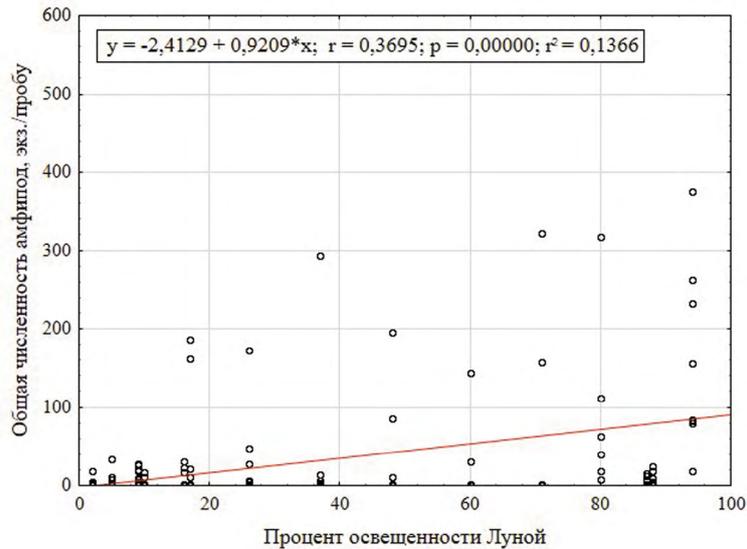


Рис. 8. Влияние фаз луны на суточную активность амфипод по числу выхода рачков в толщу воды

Fig. 8. The influence of the moon phases on the daily activity of amphipods by the number of crustaceans entering the water column

На показатель численности амфипод, мигрирующих в толщу воды, существенное влияние оказывало изменение температуры воды. Охлаждение водных масс приводит к увеличению активности рачков (рис. 9). В. В. Тахтеев с соавторами [2019] представляют гипотезу, объясняющую суточные вертикальные миграции наличием вертикального температурного градиента и поиском амфиподами наиболее оптимальных температурных условий. Рачки

всплывают, чтобы оказаться в наиболее теплых слоях воды, быстрее набрать необходимую сумму температур и тем самым ускорить процесс полового созревания.

Существенным фактором, определяющим пространственную изменчивость численности гмелиноидеса, явилось различие биотопов, что вызывает появление горизонтальных миграций, особенности которых описаны выше.

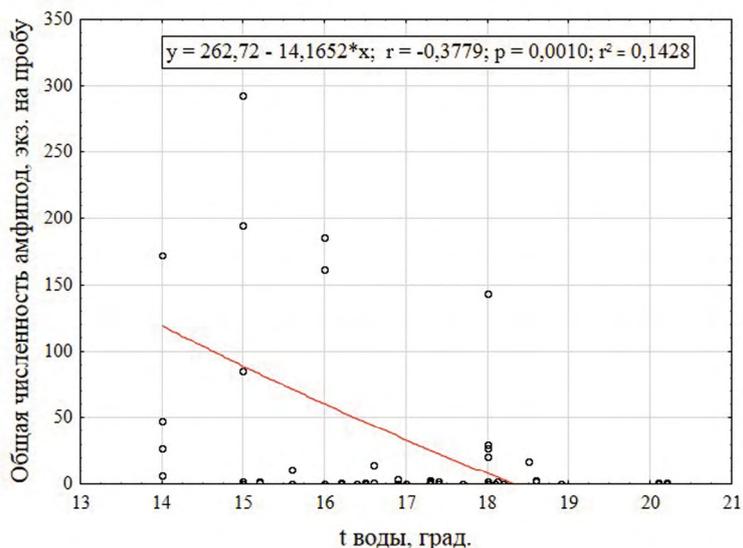


Рис. 9. Зависимость численности амфипод в толще воды от температуры воды

Fig. 9. Dependence of the density of amphipods in the water column on the water temperature

Еще один фактор – облачность. Миграционная активность рачков усиливается с увеличением облачности. Однако ее изменения не имеют прямого характера. В дневное и ночное время наиболее высокие значения численности амфипод, мигрирующих в толщу воды, наблюдались при переменной облачности (табл. 2). При этом встречаемость бокоплавов под обломками увеличивалась с возрастанием облачности. Влияние фактора облачности мало отражено в научной литературе. Недавние океанические исследования зоопланктона обнаружили ранее недоучитываемые «мини-

миграции», связанные с изменением дневного светового потока из-за степени покрытия неба облаками [Omand et al., 2021]. Это исследование показало, что когда сгущающийся облачный покров не позволяет солнечному свету проникать глубоко в океан, зоопланктон плывет к поверхности, чтобы оставаться в воде с предпочтительной яркостью. Когда облака рассеивались, он снова опускался.

Выпадение осадков также влияет на степень миграционной активности. Наиболее активным гмелиноидес оказывается в условиях дней с небольшим количеством осадков (рис. 10).

Таблица 2. Изменение численности амфипод в толще воды и под камнями в зависимости от облачности в течение суток

Table 2. Change in the number of amphipods in the water column and under rocks depending on the clouds during the day

Облачность Cloudiness	Средняя численность амфипод в толще воды, экз. на пробу Average number of amphipods in the water column, sp. per sample	Средняя численность амфипод под обломками, экз./10 обломков Average number of amphipods under debris, sp./10 pieces of debris
Ясно Clear	1,00 ± 0,73	1,50 ± 0,67
Низкая Low	2,00 ± 1,04	2,11 ± 0,93
Средняя Average	17,00 ± 11,98	2,44 ± 1,06
Высокая High	12,83 ± 7,29	5,67 ± 1,32

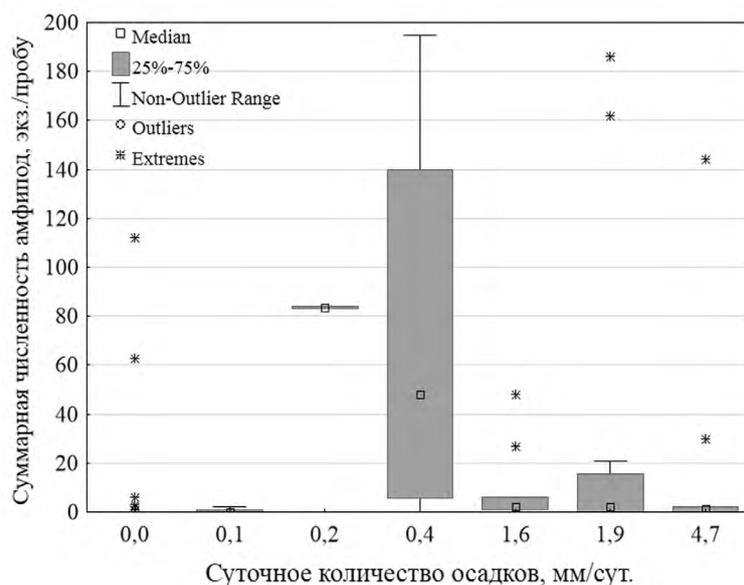


Рис. 10. Зависимость численности амфипод в толще воды от количества осадков

Fig. 10. Dependence of the number of amphipods in the water column on the amount of precipitation

Заключение

Исследования миграционной активности амфипод байкальского происхождения *Gmelinoides fasciatus*, являющихся в настоящий период важным компонентом литоральных экосистем Ладожского озера, показали наличие у них суточных вертикальных и горизонтальных перемещений. Появление в озере мигрирующих литоральных видов чужеродных бокоплавов имеет последствия для прибрежных экологических процессов, таких как связь среды обитания и доступность ресурсов (например, потоки питательных веществ между скалистыми и осадочными местообитаниями, вызванные ежедневной горизонтальной миграцией большого числа особей). Это является важным для учета кормовой базы ихтиофауны озера и для анализа развития популяции рачка-вселенца, понимания стратегий его активности и способов защиты от пресса хищников.

Представляется важным проведение дальнейших работ по выявлению наиболее значимых факторов, определяющих интенсивность миграционного процесса литоральных амфипод. Возникает необходимость исследования коэволюции поведенческих механизмов хищников, потребляющих гмелиноидеса в качестве пищи, и бокоплавов, т. е. связи миграционной активности рыб с суточными перемещениями амфипод.

Литература

Бессолицына И. А. Суточные вертикальные миграции бентосных амфипод озера Байкал: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2002. 183 с.

Виноградов М. Е. К вопросу о вертикальных группировках морского зоопланктона // Тр. ИОАН СССР. 1959. Т. 30. С. 100–106.

Дудакова Д. С., Родионова Н. В., Протопопова Е. В., Капустина Л. Л., Бардинский Д. С. Состав и динамика гидробионтов литорали бухты Петрокрепость Ладожского озера // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 2. С. 53–70. doi: 10.17076/eco42

Карнаухов Д. Ю., Курашов Е. А. К вопросу о ночных вертикальных миграциях амфипод в Ладожском озере // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. № 4. С. 115–124. doi: 10.17076/lim1140

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 (Биоразнообразие байкальского региона: Труды Биолого-почвенного факультета ИГУ. Вып. 6). Иркутск: Иркут. ун-т, 2006. С. 52–66.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресновод-

ных озер (обзор) // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2009. № 2. С. 191–225.

Тахтеев В. В., Карнаухов Д. Ю., Говорухина Е. Б., Мишарин А. С. Суточные вертикальные миграции гидробионтов в прибрежной зоне оз. Байкал // Биология внутренних вод. 2019. № 2–1. С. 50–61. doi: 10.1134/S0320965219020141

Allredge A. L., King J. M. The distance demersal zooplankton migrate above the benthos: implications for predation // Marine Biology. 1985. Vol. 84. P. 253–260. doi: 10.1007/BF00392494

Bandara K., Varpe Ø., Wijewardene L., Tverberg V., Eiane K. Two hundred years of zooplankton vertical migration research // Biol. Rev. 2021. Vol. 96. P. 1547–1589. doi: 10.1111/brv.12715

Barros F. Evaluating the importance of predation on subtidal benthic assemblages in sandy habitats around rocky reefs // Acta Oecologica. 2005. Vol. 27. P. 211–223. doi: 10.1016/j.actao.2005.01.002

Burks R. L., Lodge D. M., Jeppesen E., Lauridsen T. L. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. P. 343–365. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x

Hiroki M. Relation between diel vertical migration and locomotor activity of a marine hyperiidean amphipod, *Themisto japonica* (Bovallius) // J. Crustac. Biol. 1988. Vol. 8, no. 1. P. 48–52. doi: 10.2307/1548429

Hiroki M. Relation between the two diel phenomena shown by freshwater gammarids – drift and vertical migrations // Crustaceana. 1980. Sup. 6. P. 182–193. URL: <http://www.jstor.org/stable/25027525>

Lindström M., Fortelius W. Factors affecting the horizontal migration of the amphipod *Pontoporeia affinis* Lindström. II. Effects of temperature, salinity and substratum // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1992. Vol. 158, no. 2. P. 231–248. doi: 10.1016/0022-0981(92)90229-4

Lomartire S., Marques J. C., Gonçalves A. M. M. The key role of zooplankton in ecosystem services: A perspective of interaction between zooplankton and fish recruitment // Ecological Indicators. 2021. Vol. 129. P. 1–8. doi: 10.1016/J.ECOLIND.2021.107867

Meester L. D. Diel vertical migration // Encyclopedia of Inland Waters / Ed. G. E. Likens. Amsterdam; Boston: Elsevier, 2009. P. 651–658.

Navarro-Barranco C., Irazabal A., Moreira J. Demersal amphipod migrations: spatial patterns in marine shallow waters // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2020. Vol. 100, no. 2. P. 1–11. doi: 10.1017/S002531542000003X

Omand M. M., Steinberg D. K., Stamieszkin K. Cloud shadows drive vertical migrations of deep-dwelling marine life // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2021. Vol. 118, no. 32. e2022977118. doi: 10.1073/pnas.2022977118

Patel C., Vadher A. N., Mathers K. L., Dwyer C., Wood P. J. Body size affects the vertical movement of benthic amphipods through subsurface sediments in response to drying // Hydrobiologia. 2021. Vol. 848. P. 1015–1025. doi: 10.1007/s10750-020-04500-x

Poznańska M., Kakareko T., Krzyżyński M., Kobak J. Effect of substratum drying on the survival and migrations of Ponto-Caspian and native gammarids (Crustacea: Amphipoda) // Hydrobiologia. 2013. Vol. 700. P. 47–59. doi: 10.1007/s10750-014-2130-z

Rahkola M., Avinski V., Holopainen A.-L., Jurvelius J., Karjalainen J., Viljanen M. Inter-acting in the dark: a study of the diel vertical migrations of pelagic plankton and fish in Lake Ladoga // *Boreal Environment Research*. 1999. No. 4. P. 245–255.

Rios-Jara E. Effects of lunar cycle and substratum preference on zooplankton emergence in a tropical, shallow-water embayment, in Southwestern Puerto Rico // *Caribbean Journal of Science*. 2005. Vol. 41, no. 1. P. 108–123.

Vadher A. N., Stubbington R., Wood P. J. Fine sediment reduces vertical migrations of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) in response to surface water loss // *Hydrobiologia*. 2015. Vol. 753. P. 61–71. doi: 10.1007/s10750-015-2193-5

References

Allredge A. L., King J. M. The distance demersal zooplankton migrate above the benthos: implications for predation. *Marine Biology*. 1985;84:253–260. doi: 10.1007/BF00392494

Bandara K., Varpe Ø., Wijewardene L., Tverberg V., Eiane K. Two hundred years of zooplankton vertical migration research. *Biol. Rev.* 2021;96:1547–1589. doi: 10.1111/brv.12715

Barros F. Evaluating the importance of predation on subtidal benthic assemblages in sandy habitats around rocky reefs. *Acta Oecologica*. 2005;27:211–223. doi: 10.1016/j.actao.2005.01.002

Bessolitsyna I. A. Daily vertical migrations of benthic amphipods of Lake Baikal: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Irkutsk; 2002. 183 p. (In Russ.)

Burks R. L., Lodge D. M., Jeppesen E., Lauridsen T. L. Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*. 2002;47:343–365. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x

Dudakova D. S., Rodionova N. V., Protopopova E. V., Kapustina L. L., Bardinskii D. S. Composition and dynamics of hydrobionts of the littoral of the Petrokrepost Bay of Lake Ladoga. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2015;2:53–70. doi: 10.17076/eco42 (In Russ.)

Hiroki M. Relation between diel vertical migration and locomotor activity of a marine hyperiidean amphipod, *Themisto japonica* (Bovallius). *J. Crustac. Biol.* 1988;8(1):48–52. doi: 10.2307/1548429

Hiroki M. Relation between the two diel phenomena shown by freshwater gammarids – drift and vertical migrations. *Crustaceana*. 1980;6:182–193. URL: <http://www.jstor.org/stable/25027525>

Karnaukhov D. Yu., Kurashov E. A. On the question of nocturnal vertical migrations of amphipods in Lake Ladoga. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2020;4:115–124. doi: 10.17076/lim1140 (In Russ.)

Lindström M., Fortelius W. Factors affecting the horizontal migration of the amphipod *Pontoporeia affinis* Lindström. II. Effects of temperature, salinity and substratum. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1992;158(2):231–248. doi: 10.1016/0022-0981(92)90229-4

Lomartire S., Marques J. C., Gonçalves A. M. M. The key role of zooplankton in ecosystem services: A perspective of interaction between zooplankton and fish recruitment. *Ecological Indicators*. 2021;129:1–8. doi: 10.1016/J.ECOLIND.2021.107867

Meester L. D. Diel vertical migration. *Likens G. E. (ed.)*. Encyclopedia of Inland Waters. Amsterdam; Boston: Elsevier; 2009. P. 651–658.

Misharin A. S., Takhteev V. V., Levashkevich A. M. Comparative characteristics of nocturnal migration activity of hydrobionts in various areas of the littoral of Lake Baikal. *Gidrobiologiya vodoemov yuga Vostochnoi Sibiri (Bioraznoobrazie baikal'skogo regiona: Trudy Biologo-pochvennogo fakul'teta IGU. Vyp. 6) = Hydrobiology of reservoirs in the South of Eastern Siberia (Biodiversity of the Baikal region: Proceedings of the Biology and Soil Faculty of the ISU. Iss. 6)*. Irkutsk: Irkut. un-t; 2006. P. 52–66. (In Russ.)

Navarro-Barranco C., Irazabal A., Moreira J. Demersal amphipod migrations: spatial patterns in marine shallow waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2020;100(2):1–11. doi: 10.1017/S002531542000003X

Omand M. M., Steinberg D. K., Stamieszkin K. Cloud shadows drive vertical migrations of deep-dwelling marine life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2021;118(32):e2022977118. doi: 10.1073/pnas.2022977118

Patel C., Vadher A. N., Mathers K. L., Dwyer C., Wood P. J. Body size affects the vertical movement of benthic amphipods through subsurface sediments in response to drying. *Hydrobiologia*. 2021;848:1015–1025. doi: 10.1007/s10750-020-04500-x

Poznańska M., Kakareko T., Krzyżyński M., Kobak J. Effect of substratum drying on the survival and migrations of Ponto-Caspian and native gammarids (Crustacea: Amphipoda). *Hydrobiologia*. 2013;700:47–59. doi: 10.1007/s10750-014-2130-z

Rahkola M., Avinski V., Holopainen A.-L., Jurvelius J., Karjalainen J., Viljanen M. Inter-acting in the dark: a study of the diel vertical migrations of pelagic plankton and fish in Lake Ladoga. *Boreal Environment Research*. 1999;4:245–255.

Rios-Jara E. Effects of lunar cycle and substratum preference on zooplankton emergence in a tropical, shallow-water embayment, in Southwestern Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*. 2005;41(1):108–123.

Semenchenko V. P., Razluckij V. I. Factors determining the daily distribution and movement of zooplankton in the littoral zone of freshwater lakes (a review). *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2009;2:191–225. (In Russ.)

Takhteev V. V., Karnaukhov D. Yu., Govorukhina E. B., Misharin A. S. Daily vertical migrations of hydrobionts in the coastal zone of Lake Baikal. *Biologiya vnutrennikh vod = Inland Water Biology*. 2019;2-1:50–61. doi: 10.1134/S0320965219020141 (In Russ.)

Vadher A. N., Stubbington R., Wood P. J. Fine sediment reduces vertical migrations of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) in response to surface water loss. *Hydrobiologia*. 2015;753:61–71. doi: 10.1007/s10750-015-2193-5

Vinogradov M. E. On the question of vertical groupings of marine zooplankton. *Tr. IOAN SSSR = Proceedings of the Oceanology Institute of the Academy of Science of the USSR*. 1959;30:100–106. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 23.09.2022; принята к публикации / accepted: 16.03.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Дудакова Дина Сергеевна

канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории гидробиологии

e-mail: judina-d@yandex.ru

Петухова Мария Денисовна

студентка

e-mail: petuhova.hss@gmail.com

Старухина Анна Дмитриевна

младший научный сотрудник лаборатории гидробиологии

e-mail: wcat.lov3r@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Dudakova, Dina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Petukhova, Maria

Student

Starukhina, Anna

Junior Researcher