

УДК 597.213.574.22

ФОТОПРЕФЕРЕНДУМ МИГРИРУЮЩИХ И НЕМИГРИРУЮЩИХ ЛИЧИНОК РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS*

© 2016 г. А. О. Звездин, Д. С. Павлов, Д. Ю. Назаров, А. В. Кучерявый

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва

E-mail: a.o.zvezdin@gmail.com

Поступила в редакцию 01.09.2015 г.

В фотоградиентной установке личинки речной миноги *Lampetra fluviatilis* в возрасте 0+, мигрирующие вниз по течению (покатники), преимущественно распределяются в зоне сумеречной освещённости (150–1 Лк) и в меньшей степени – в дневной (2500–150 Лк) и ночной (<1 Лк). У личинок 0+, перешедших к оседлому образу жизни, фотопреферендум изменяется: они избегают сумеречную и дневную освещённость и предпочитают ночную. Такой фотопреферендум сохраняется у более старших личинок миног (1+ и старше).

Ключевые слова: речная минога *Lampetra fluviatilis*, пескоройки, суточная активность, покатная миграция, фотоградиент, расселение.

DOI: 10.7868/S0042875216010215

Личинкам речной миноги *Lampetra fluviatilis*, как и других видов семейства Petromyzontidae, характерна покатная миграция вниз по течению во время первичного расселения. Она начинается через 3–4 недели после нереста и длится до 2–3 недель. Скат личинок в возрасте 0+ имеет чёткую ночную динамику и носит массовый характер. Перераспределение (вторичное расселение) личинок старших возрастных групп) тоже происходит в форме покатной миграции и имеет ту же суточную динамику, что и у личинок 0+. Вторичное расселение не носит массовый характер и происходит в основном в другие периоды года (Kirillova et al., 2011; Moser et al., 2014; Павлов и др., 2014). Однако до сих пор, как справедливо отмечают Мозер с соавторами (Moser et al., 2014), об особенностях поведения личинок, вызывающих эти перемещения, и о факторах, влияющих на их поведение, известно немного.

Одной из базовых поведенческих реакций у ранней молоди рыб является фотопреферендум. У личинок миног зрение развито слабо. Сетчатка, формирование которой начинается ещё у эмбрионов, покрывает лишь небольшую площадь вокруг зрительного нерва, затем её формирование задерживается до начала метаморфоза (Dickson, Collard, 1979). Глаза у личинок скрыты под кожей, а пинеальный орган и светочувствительные клетки на теле реагируют только на изменение освещённости (Hardisty, 1979). По-видимому, они регулируют ритм суточной активности миног, в том числе динамику покатной миграции.

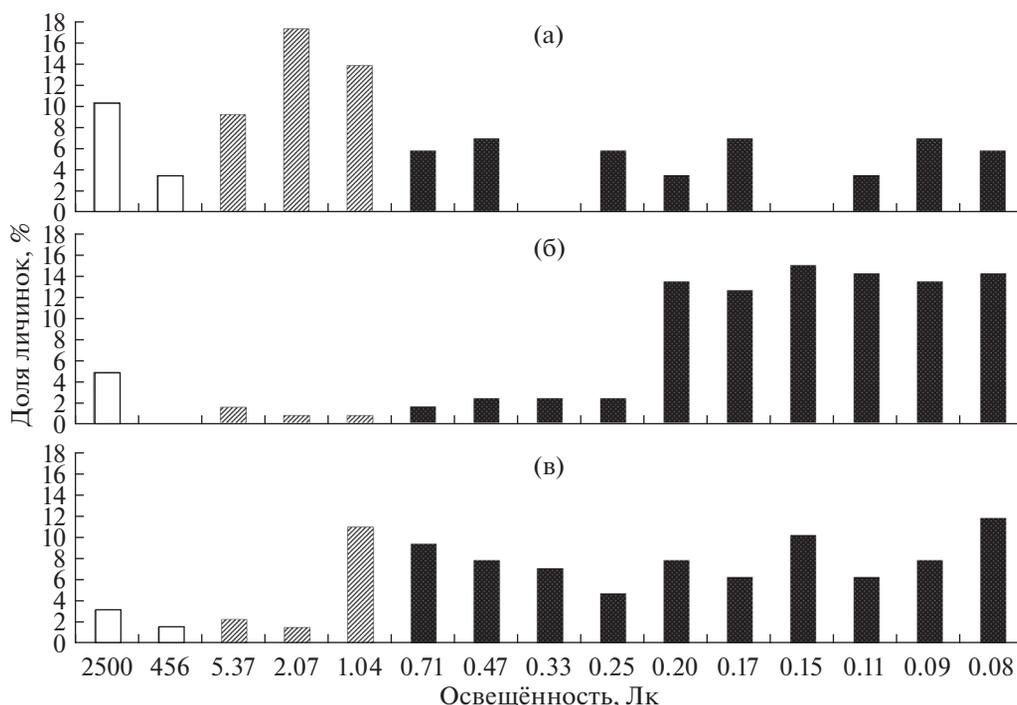
Цель работы – изучить фотопреферендум личинок в возрасте 0+, 1+ и старше, а также его изменение в связи с их покатной миграцией.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в июне и июле 2014 г. на р. Гладышевка (бассейн Балтийского моря). Для опытов использованы личинки миноги трёх возрастных групп: 1) в возрасте до трёх недель, мигрирующие вниз по течению, покатники (6.9 ± 0.45 мм); 2) в возрасте от трёх до шести недель, завершившие покатную миграцию (10.0 ± 1.07 мм); 3) в возрасте 1+ и старше, ведущие оседлый образ жизни (68.9 ± 18.50 мм).

Покатников отлавливали ночью (17.06.2014) на стрежне реки с помощью ихтиопланктонной конусной сети, личинок 0+, завершивших скат, и старших личинок ловили днём сетью Киналёва (соответственно 11.07.2014 и 10.07.2014) у берега. Сразу после поимки всю молодь каждой возрастной группы (43 покатника, 42 личинки, закончившие скат, и 42 личинки в возрасте 1+ и старше) помещали в середину фотоградиентной установки. Опыты с покатниками проводили в ночь отлова, с другими личинками – ночью, следующей за днём отлова.

Фотоградиентная установка представляла собой пластиковый канал серо-коричневого цвета сечением 10×10 см и длиной 1.5 м, размещённый в прибрежье реки. Уровень воды в канале составлял 7–8 см, грунт на дне отсутствовал. Над одним из концов канала располагали источник света (фонарь Led lenser m14) таким образом, что освещённость по длине канала изменялась от 2500 до 0.08 Лк. Замер освещённости в установке проводили



Распределение личинок миноги *Lampetra fluviatilis* в градиенте освещённости: а – покатники; б – личинки 0+, завершившие скат; в – личинки в возрасте 1+ и старше. Зоны освещённости: (□) – дневная, (▨) – сумеречная, (■) – ночная.

люксметром (Аргус-01, ВНИИОФИ) через каждые 10 см в 1–2 см над водой. Выделены следующие условные зоны освещённости: дневная (2500–150 Лк), сумеречная (150–1 Лк) и ночная (<1 Лк). Температура воды в опытах с покатниками составляла 16.5–17.0°C, с личинками 0+, закончившими скат, и личинками 1+ и старше – 18.5–22.0°C.

Покатники, помещённые в канал ночью, в течение первых 10 мин находились без искусственного освещения. После включения источника света их распределение (число особей на 10-сантиметровых отрезках по длине установки) регистрировали визуально через 30 и 60 мин. Личинок 0+, завершивших скат, и личинок в возрасте 1+ и старше сажали в канал днём. Там они находились в условиях плотного затенения (установку накрывали светонепроницаемым материалом) до падения естественной освещённости ниже 1 Лк. Затем включали источник света и регистрировали распределение миног через 10, 40, 70 мин. Отмечали, перемещались ли личинки или находились на месте. С каждой возрастной группой выполнено по одному опыту, включающему две–три регистрации. Поскольку статистически распределение личинок по длине лотка не менялось в течение опыта (по критерию χ^2 , $p > 0.05$), результаты отдельных наблюдений суммировали. Для сравнения числа особей в зонах с дневной, сумеречной и ночной освещённостью рассчитывали среднюю плотность особей на 10-сантиметровый отрезок (экз/дм²) в каждой из зон.

Статистическую обработку проводили с использованием критерия Стьюдента для долей (значимыми считали уровни достоверности при $p < 0.05$). Для сравнения распределения личинок разных групп использовали критерий χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Личинки 0+, мигрирующие вниз по течению (покатники), активно перемещались по длине канала во время опыта, отдельные личинки могли замереть на 1–2 мин. Некоторые особи (до 3–4 экз.) на участках с дневной и сумеречной освещённостью оставались неподвижными. Плотность покатников в зонах дневной, сумеречной и ночной освещённости составляла соответственно 6.0, 11.7 и 3.8 экз/дм² (рисунок, а).

Личинки 0+, завершившие скат, и личинки в возрасте 1+ и старше после включения света над каналом, совершая роющие движения, активно перемещались; отдельные особи на 1–2 мин заплывали на участки с дневной и сумеречной освещённостью. Через 4–5 мин большинство личинок замирали на дне в зоне с ночной освещённостью, где и была отмечена их максимальная плотность: у личинок 0+ – 11.6 экз/дм², 1+ и старше – 10.1 экз/дм² (рисунок, б, в).

Распределение по длине канала личинок всех трёх возрастных групп не является случайным и достоверно различается, в зоне дневной освещённости

плотность покатников была в два раза больше, чем особей двух других групп (6 против 3 экз/дм²).

ОБСУЖДЕНИЕ

Мигранты 0+ во время первичного расселения в водоёме выходят из каменистых грунтов нерестилищ и, используя поток, перемещаются вниз по течению в поисках илистых грунтов в затишных участках рек (Hardisty, 2006). Этому соответствует поведение покатников, наблюдавшееся нами в эксперименте.

Повышенная двигательная активность покатников (в сравнении с немигрирующими личинками 0+) способствует выходу из песчано-гравийных грунтов нерестилищ и приводит к попаданию на течение и началу покатной миграции. Отсутствие чёткого отрицательного фотопреферендума обеспечивает их выход из грунта и начало ската в вечерние сумерки и продолжение его в ночное время суток, когда миноги наименее подвержены прессу хищников. Это хорошо согласуется с суточной динамикой покатной миграции в р. Гладышевка — её начало приходится на вечерние сумерки (150 Лк), а пик — на минимальную освещённость (сотые доли люкса) (Павлов и др., 2014).

Поведение личинок 0+, завершивших скат (отрицательный фотопреферендум, сниженная двигательная активность в сравнении с покатниками), способствует оседлому скрытному образу жизни и предотвращает их попадание в русловой поток. Мы предполагаем, что эти изменения происходят сразу после попадания мигрирующих личинок 0+ в пригодный для обитания грунт. Новый поведенческий стереотип сохраняется и у личинок в возрасте 1+ и старше. Они, так же как и завершившие скат личинки 0+, в наших экспериментах, оказавшись на свету, начинали активно перемещаться и замирали, только попав в часть установки с низкой освещённостью. Эти результаты ещё раз подтверждают имеющиеся сведения о поведении пескороек 1+ и старше в условиях градиента освещённости (Young 1935; Harden Jones, 1955).

Таким образом, предпочтение сумеречной освещённости в сочетании с повышенной двига-

тельной активностью ведёт к выходу личинок 0+ из грунта и их скату в тёмное время суток. С другой стороны, избегание дневной и сумеречной освещённостей в сочетании с пониженной двигательной активностью и закапыванием в грунт ведёт к прекращению покатной миграции. Поведение, предотвращающее скат, наблюдается уже у личинок в возрасте 3—6 недель и сохраняется в более позднем возрасте.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.О. Касумяна (МГУ) и В.В. Костина (ИПЭЭ РАН) за помощь в обработке материала и ценные замечания к тексту рукописи.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-14-01171.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В. 2014. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. АН. Т. 459. № 2. С. 248—251. DOI: 10.7868/S0869565214320231
- Dickson D.H., Collard T.R. 1979. Retinal development in the lamprey (*Petromyzon marinus* L.): premetamorphic ammocoete eye // Amer. J. Anat. V. 154. № 3. P. 321—326.
- Harden Jones F.R. 1955. Photo-kinesis in the ammocoete larva of the brook lamprey // J. Exp. Biol. V. 32. P. 492—503.
- Hardisty M.W. 1979. Biology of the Cyclostomes. London: Chapman and Hall, 428 p.
- Hardisty M.W. 2006. Lampreys: life without jaws. Tresaith: Forrest Text, 272 p.
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2011. Downstream migration in ammocoetes of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* in some Kamchatka rivers // J. Ichthyol. V. 51. № 11. P. 1117—1125. DOI: 10.1134/S0032945211110051
- Moser M.L., Jackson A.D., Lucas M.C., Mueller R.P. 2014. Behavior and potential threats to survival of migrating lamprey ammocoetes and macrophthalmia // Rev. Fish Biol. Fisher. V. 25. № 1. P. 103—116. DOI: 10.1007/s1160-014-9372-8
- Young J.Z. 1935. The photoreceptors of lampreys. 1. Light-sensitive fibres in the lateral line nerves // J. Exp. Biol. V. 12. P. 229—238.