

УДК 591.52+574.91

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ МИГРАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ РЕЧНОЙ МИНОГИ *Lampetra fluviatilis* (L.) В ПЕРИОД ПЕРВИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ МОЛОДИ

© 2017 г. А. О. Звездин, Д. С. Павлов, А. В. Кучерявый, И. А. Цимбалов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071 Москва, Ленинский проспект, 33

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

Поступила в редакцию 24.11.2016 г.

Экспериментально исследованы механизмы первичного расселения ранних личинок речной миноги жилой и проходной форм. Ключевыми факторами, влияющими на начало и завершение покатной миграции, являются течение (русловой и подрусовой потоки), тип грунта и освещенность. Личинки скатываются в русловом потоке, покидая галечные грунты нерестилищ при наличии подрусового потока и снижении освещенности до ночного уровня. Показано, что особи, расселяющиеся с нерестилищ, перешли на экзогенное питание. Завершается расселение после попадания личинок в биотопы с илистыми грунтами, где они оказываются в оптимальных для питания условиях.

Ключевые слова: речная минога *Lampetra fluviatilis* (L.), поведение ранних личинок, механизмы миграции, русловой и подрусовой потоки, предпочтение грунтов разных типов.

DOI: 10.7868/S032096521702019X

ВВЕДЕНИЕ

У миног сем. Petromyzontidae нерест происходит в реках в галечных гнездах, располагающихся главным образом на участках в конце плеса — начале переката, здесь же личинки обычно проводят ~2 нед после выхода из икры [11–14, 18, 20]. В р. Черная через ~2–3 нед после пика нереста ранние личинки речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) начинают выходить из нерестовых гнезд. Как и у других видов миног, в этот период у личинок речной миноги происходит массовая покатная миграция. Ее суточная динамика имеет четкий ночной максимум — она начинается при вечернем снижении освещенности <150 лк и прекращается утром при достижении освещенности десятков люкс [1, 2, 6, 8]. Этому способствует фотопреферендум личинок — в фотоградиентной установке они предпочитают сумеречно-дневные (2500–1 лк) освещенности [1], что обеспечивает выход миног на течение в вечерние сумерки и массовую миграцию в самое темное время суток. Однако остается неясным, как у покатников в течение суток меняется отношение к течению (русловому потоку) и играет ли какую-то роль в осуществлении миграции подрусовой поток.

Для речной миноги один из результатов первичного расселения — перемещение с галечных грунтов нерестилищ, малопригодных для обитания, в илистые и песчано-илистые прибрежные

участки и косы, где личинки могут найти достаточное количество пищи [14, 16]. Неизвестно также, оказывает ли влияние состав грунта на миграционное поведение покатников миноги и, если да, то какое.

Публикаций, в которых приведено морфологическое описание личинок сразу после выхода из гнезда, немного. В обзоре Ричардсона и Райта [17] приведены сведения по морской, трехзубой и тихоокеанской миногам (*Petromyzon marinus* L., *Entosphenus tridentatus* Gairdner и *Lethenteron camtschaticum* Tilesius соответственно) при искусственной инкубации. О личинках рода *Lampetra* в реках Финского залива известно, что в возрасте 15–20 сут при длине тела (TL) ≥ 6.0 мм они сносятся течением и задерживаются в заиленных местах, где зарываются в грунт и начинают активно питаться детритом и водорослями при $TL = 7.5...7.9$ мм [3]. В сравнительном аспекте морфологические особенности ранней молоди речной миноги, полученной от производителей анадромных и резидентных форм, не рассматривались.

Цель работы — изучить механизмы миграционного поведения покатников анадромной и резидентной форм речной миноги, оценить влияние течения (руслового и подрусового), состава грунта и освещенности на выход из грунта и начало покатной миграции и последующее оседание личинок на грунты различных типов. В задачи ра-

боты входило также исследование морфологии и некоторых биологических особенностей (переход на экзогенное питание) покатников миноги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследования. Работа выполнена в 2014–2016 гг. во время массового выхода из грунта и первичного расселения личинок речной миноги (июнь–июль) на реках Черная и Каменка бассейна Балтийского моря (Ленинградская обл.). На р. Черная отлов покатных личинок миноги 0+ и экспериментальные исследования проводили в 5.9 км от ее впадения в Финский залив (60°13'15.74" с.ш., 29°30'56.26" в.д.). Скорость течения реки в месте отлова личинок достигала 1.5 м/с.

На р. Каменка работы выполнены вблизи места ее впадения в р. Луга (58°52'46.28" с.ш., 29°49'12.32" в.д.). В месте отлова покатных личинок миноги 0+ скорость течения на стрежне составляла 0.45 м/с. Более подробное описание исследованных рек приведено в работах [3, 4, 8].

Скорость течения измеряли с помощью акустического доплеровского портативного ручного измерителя ADV FlowTracker ("SonTek", США).

Отлов и содержание личинок. В р. Черная нерестится только проходная форма речной миноги, в р. Каменка – резидентная. Личинок отлавливали в этих реках ночью в период массовой покатной миграции (первичного расселения) недалеко от мест нереста. Для их отлова и расчета концентрации в русловом потоке использовали стандартную методику пассивных ловов [9]. Далее личинки из р. Черная обозначены как *A*-покатники (*A*-личинки), из р. Каменка – *R*-покатники (*R*-личинки).

Личинок ловили ихтиопланктонными конусными сетями из мельничного газа № 30 (размер ячеей 0.21 мм) с входными отверстиями площадью 0.16 и 0.36 м². Продолжительность экспозиции 3–10 мин.

Личинок после отлова и до начала экспериментов содержали в проточных контейнерах объемами от 24 до 32 л. Их устанавливали в реке так, чтобы вода в них постоянно обновлялась, а личинки могли находиться как в затишных условиях, так и на слабом течении. Грунт на дне контейнеров отсутствовал; емкости закрывали от солнечного света сразу после посадки в них личинок.

Всего для экспериментов использовано 2100 личинок речной миноги.

Постановка экспериментов. Представлены результаты двух групп экспериментов.

Эксперименты по определению условий выхода личинок из грунта. Для ответа на вопрос, при каких условиях личинки 0+ покидают грунт и начинают покатную миграцию, проведены эксперименты, связывающие действие трех факторов –

тип грунта (галечный или илистый), наличие течения (руслового и подруслового потоков) и изменение освещенности. В экспериментах наблюдали за выходом личинок из грунтов двух типов в течение 1 сут: при отсутствии тока воды, при русловом потоке (над грунтом) и отсутствии подруслового потока (в грунте), при наличии подруслового и руслового потоков (табл. 1).

Эксперименты по определению предпочитаемых грунтов. Грунты, предпочитаемые личинками для зарывания, определяли в эксперименте с мозаичным расположением песчаного, галечного, илистого грунтов и грунта, состоящего из органических остатков.

В первом эксперименте непроточный контейнер (рис. 1а), установленный в реке, заполняли галечным грунтом с нерестилищ или илом из типичных мест обитания пескороек слоем толщиной 3.5 см. Личинок, отловленных предыдущей ночью, высаживали в грунт в 9 ч. Предварительно личинок собирали в емкости с водой объемом ~200 мл; воду и миног затем сливали с водой в экспериментальной установке без перепада высоты. В этом и последующих экспериментах использовали по 150 экз. покатников. Далее в течение суток каждые 20 мин в дневные и каждые 10 мин в ночные часы отмечали наличие личинок на поверхности грунта или в толще воды и подсчитывали их количество (табл. 1). Также измеряли уровень освещенности в люксах люксметром Аргус-01 (ВНИИОФИ, Россия).

Во втором эксперименте при аналогичных условиях использовали проточный контейнер, расположенный в реке (табл. 1 и рис. 1б). Через него был организован сквозной поток воды так, чтобы он проходил только над грунтом. Скорость руслового потока составляла 8.2 см/с, что в 3–4 раза превышает критические скорости течения для личинок речной миноги этого размерного класса (6.2–10.1 мм; неопубликованные данные). Скорость течения в экспериментальных установках определяли с помощью измерительного комплекса, включающего датчик скорости (микровертушка с диаметром лопасти 8 мм), усилитель, преобразователь сигнала и компьютер со специальным ПО [7]. Температуру воды измеряли с помощью ртутных термометров. Эксперименты с контейнерами без течения и с течением без подруслового потока выполнены только с *A*-личинками.

В третьем эксперименте использовали проточный канал (длина 1 м, сечение 10 × 10 см) с ловушкой на конце (табл. 1 и рис. 2). Основную его часть (87.7% площади дна) заполняли 4-сантиметровым слоем грунта (галечный с нерестилищ или ил), участок дна за концевой ловушкой оставался чистым. Канал располагали в реке, течение через него проходило не только над грунтом, но и

Таблица 1. Общая характеристика условий экспериментов

Группа экспериментов	Эксперимент	Тип грунта	Форма производителей	Дата начала эксперимента	Длительность эксперимента, ч	Скорость течения в установке, см/с	Температура воды в установке, °С	Количество экспериментов/наблюдений	Плотность посадки личинок в грунт, экз./дм ³	$TL \pm \sigma$, мм	
I	Выход из грунта при: отсутствии течения	Галечный	<i>A</i>	17.06.2014	24	0	16.5–17	1/108	35.7	6.9 ± 0.45	
		Ил	<i>A</i>	18.06.2014				1/108			
	наличии только руслового потока	Галечный	<i>A</i>	19.06.2014	24	8.2	16.5–17	1/108	35.7	6.9 ± 0.45	
		Ил	<i>A</i>	20.06.2014				1/108			
	наличии руслового и подруслового потоков	Галечный	<i>A</i>	02.07.2015	15	7.4	19	1/15	42.9	8.23 ± 1.78	
			<i>R</i>	21.06.2016		8.1	16.5	2/30		7.4 ± 0.85	
		Ил	<i>A</i>	03.06.2015	22	7.4	19	1/22	42.9	8.23 ± 1.78	
			<i>R</i>	23.06.2016		8.1	16.5	2/44		7.4 ± 0.85	
		Предпочтение грунтов разных типов	Песок, ил, галечный грунт, органические остатки	<i>A</i>	02.07.2015	10	0	19	1/1	62.5	8.23 ± 1.78
				<i>R</i>	22.06.2016	10	0	16.5	1/1	62.5	7.4 ± 0.85
II					24			1/1			
					24			1/1			

Примечание. I – эксперименты по определению условий выхода личинок из грунта, II – эксперименты по определению предпочитаемых грунтов; *A* – личинки проходной формы, *R* – личинки жилой формы.

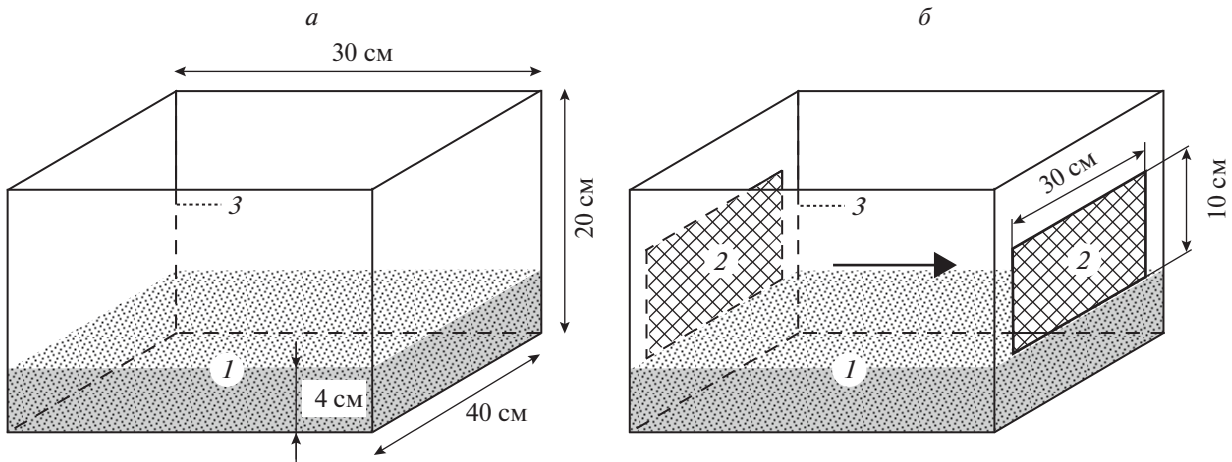


Рис. 1. Непроточный (а) и проточный (б) контейнеры без подруслового потока: 1 – грунт, 2 – заградительные сетки на проточных окнах, 3 – уровень воды. Стрелкой указано направление течения. Габаритные размеры контейнеров и глубина грунта одинаковы.

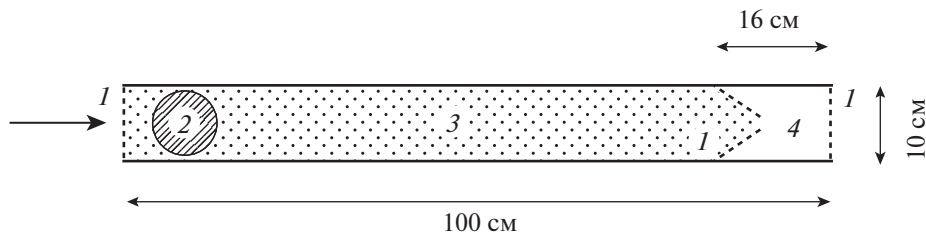


Рис. 2. Проточный канал с подрусловым потоком: 1 – заградительные сетки, 2 – область посадки миног, 3 – грунт, 4 – концевая ловушка. Стрелкой указано направление течения.

через грунт, создавая подрусловой поток. Это было возможно, так как заградительные сетки закрывали все сечение канала на входе и выходе, т.е. отсутствовал порог, как в случае с проточным контейнером. Личинок, отловленных прошедшей ночью, утром высаживали в верхнюю по течению часть канала, предварительно убрав в нем течение. После того, как миноги зарывались в грунт (~5 мин), течение возвращали. Начиная с этого момента, каждый час подсчитывали количество личинок, снесенных течением в концевую ловушку, и измеряли уровень освещенности.

Предпочтения миног к грунту определенного типа определяли в квадратном контейнере, состоящем из четырех одинаковых отсеков (табл. 1 и рис. 3). Отсеки представляли собой отдельные емкости (высота внутреннего бортика 3.5 см, внешнего – 7 см), которые на время эксперимента собирали вместе. Каждый из них доверху заполняли грунтами разных типов: галечным грунтом с нерестилищ, илом, песком и органическими остатками (гниющие листья и веточки). Все грунты (в этом и других экспериментах) были взяты из мест обитания пескороек миноги в возрасте 0+ и старше, гальку отбирали в местах нереста.

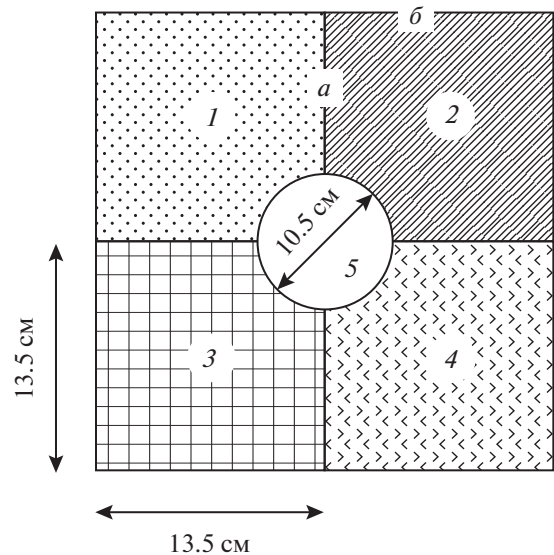


Рис. 3. Контейнер для определения предпочтения грунтов: 1 – галечный грунт, 2 – ил, 3 – органические остатки, 4 – песок, 5 – стартовая площадка; а – внутренний бортик отсека, б – наружный бортик.

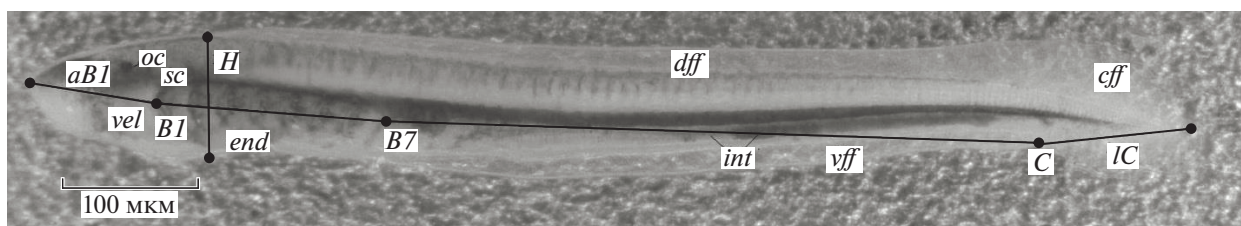


Рис. 4. Личинка речной миноги *Lampetra fluviatilis*: *aB1* – длина головы, *H* – высота тела между вторым и третьим жаберными отверстиями, *B1–B7* – длина жаберного аппарата, *B7–C* – длина туловища, *IC* – длина хвостового отдела; *oc* – глазное пятно, *sc* –статоцист (ушная капсула), *vel* – велум, *end* – эндостиль, *int* – кишечник, *dff* – дорсальная, *cff* – каудальная и *vff* – вентральная части плавниковой каймы.

ста производителей, промывали речной водой, после этого использовали в эксперименте. Размер гальки 10–20 мм, частиц песка 0.6–1.5 мм, размер частиц ила до 0.01 мм (с примесью водорослей, в основном диатомовых).

Поверх грунтов заливали воду и устанавливали контейнер в реку. Для высадки личинок в центр контейнера устанавливали пластиковую круглую пластину, на которую помещали личинок и с которой они могли с равной вероятностью распределиться в отсеки.

Одновременно начинали два эксперимента, при этом использовали покатников, отловленных в течение одной ночи. Один из них длился 10 ч светлого времени (9–19 ч – соответственно 17000–6300 лк), другой – 24 ч (день и ночь) при естественной освещенности (21500–0.01 лк). По окончании эксперимента отсеки разделяли и подсчитывали количество личинок в каждом из них.

После экспериментов с течением (рис. 4) определяли стадию развития личинок (по работе [19]), измеряли площадь глазного пятна, заполненность кишечника, длину тела, высоту и длину головного, жаберного и туловищного отделов.

Статистическая обработка данных включала в себя стандартные методы статистического анализа (критерии Стьюдента, Манна–Уитни и непараметрический коэффициент корреляции Спирмена), данные обрабатывали с использованием программ Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика личинок. Личинки в экспериментах были на 30-й стадии развития (использованы стадии развития, принятые в работе [19]), что соответствует 30–32 сут после оплодотворения при температуре развития 15.0–18.4°C. Относительные размеры личинок ($n = 174$ экз.) приведены в табл. 2.

Диаметр глазного пятна 55.99–134.80 мкм (в среднем 83.65 мкм), площадь глазного пятна в среднем 5511 мкм². У *A*-покатников из опытов с проточным и непроточным контейнерами длина тела составила 6.9 ± 0.45 мм. *TL* личинок из опытов на предпочтение грунтов и с проточным каналом была у *A*-покатников 8.23 ± 1.78 мм, у *R*-покатников 7.4 ± 0.85 мм. Все группы достоверно различались по критерию Стьюдента при $p < 0.05$.

Таблица 2. Характеристика личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Признак	Размерный класс			
	5.75–6.33 6.11 ± 0.22	6.47–7.34 6.98 ± 0.83	7.36–8.24 7.67 ± 0.21	8.27–10.64 9.31 ± 0.88
<i>TL</i> , мм				
<i>H</i> , % <i>TL</i>	11.00–15.76 12.82 ± 1.60	9.03–14.24 11.23 ± 1.61	10.69–12.27 11.64 ± 0.51	9.78–11.71 10.91 ± 0.57
<i>aB1</i> , % <i>TL</i>	16.50–20.50 17.98 ± 1.33	8.84–17.80 12.40 ± 1.98	10.83–22.98 13.80 ± 3.07	10.78–12.52 12.09 ± 0.73
<i>B1–B7</i> , % <i>TL</i>	10.73–13.99 12.81 ± 1.64	12.91–22.61 17.13 ± 2.51	11.71–19.49 16.10 ± 1.68	15.94–19.94 18.13 ± 1.31
<i>B7–C</i> , % <i>TL</i>	57.60–62.12 60.28 ± 1.50	52.63–66.96 59.47 ± 7.84	54.66–68.55 59.44 ± 2.35	55.92–61.43 59.49 ± 1.84
Количество личинок, экз.	7	77	79	11

Примечание. Над чертой – пределы колебаний, под чертой – среднее ± ошибка.

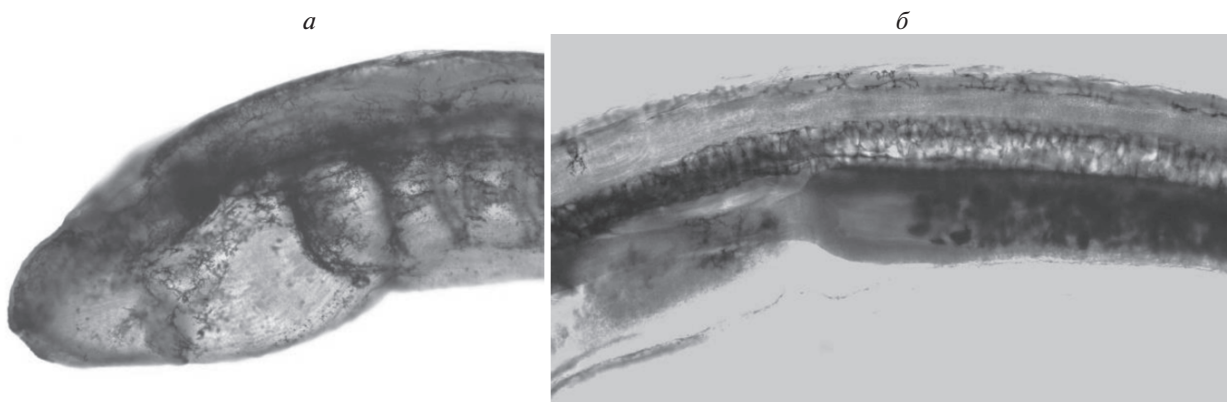


Рис. 5. Некоторые морфологические особенности личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*: а – пигментация головного отдела, б – туловищный отдел в месте перехода пищевода в кишечник, заполненный пищей.

Тело со всех сторон, кроме головы, окружено непигментированной плавниковой каймой, которая с вентральной стороны заканчивается в районе *B4–B5*, с дорсальной – *B1–B2*. Верхнегубная зона, верхняя и нижняя преджаберные зоны не пигментированы; щечно-губное пространство, щека, субокулярное пространство пигментированы (меланосоцитами), верхняя и нижняя жаберные зоны пигментированы по хрящевым элементам скелета (рис. 5а); туловищный отдел (рис. 4) пигментирован по миоцефтам, осевым структурам (нервная трубка, нотохорд и параксиальная мезодерма) и некоторым другим органам (пищевод, поверхность печени). Форма плавниковой каймы в каудальной части лопатовидная. Осевые структуры проходят через хвостовой отдел. Личинки перешли на экзогенное питание, в кишечниках отмечена пища (рис. 5б) у 77% исследованных особей, при этом, независимо от размеров тела, у 63.5% особей кишечник визуально был наполнен больше чем наполовину.

После посадки *A*- и *R*-личинок в экспериментальные установки они сразу начинали зарываться в грунт. Чтобы спрятаться между камнями галечного грунта, личинкам требовалось <1 мин, на зарывание в ил они тратили большее время (отдельные особи до 5 мин).

Эксперименты по определению условий выхода личинок из грунта. В экспериментах с непроточным и проточным контейнерами без подрускового потока из 600 задействованных личинок не наблюдали ни одной, вышедшей из грунта. Такой результат получен для *A*-личинок независимо от типа грунта: галечного или илистого.

В эксперименте с проточным каналом большинство личинок, посаженных в ил, оставались в грунте в течение всего времени. Ни одна из 150 *A*-личинок в концевой ловушке не отмечена. Среди 300 *R*-покатников грунт покинули 16%

особей и почти все – при освещенности <1 лк (рис. 6).

Из галечного грунта личинки выходили при низких значениях освещенности (рис. 6). Первые личинки оказывались в концевой ловушке при освещенности в десятки люкс в вечерние сумерки, последние – при единицах люкс в утренние сумерки. За это время все *R*-покатники покидали грунт и сносились потоком в ловушку (300 экз.). Из 150 *A*-покатников галечный грунт покинуло 23% особей.

Между количеством покатников, снесенных течением в ловушку, и уровнем освещенности обнаружена отрицательная значимая корреляция: для *A*-личинок в галечном грунте $r = -0.58$, для *R*-личинок в галечном грунте $r = -0.67$; для *R*-личинок в илистом грунте $r = -0.52$ (приведен коэффициент корреляции Спирмена; $p < 0.05$ – для всех).

Предпочтение грунтов. *A*-личинки речной миноги, находившиеся в контейнере с грунтами четырех типов 10 ч при дневной освещенности, распределились в основном в галечный грунт и фактически поровну в органические остатки и ил (рис. 7). Меньше всего особей зарылись в песок. Распределение проходных личинок в круглосуточном эксперименте (24 ч при естественном изменении освещенности) было другим – увеличилось число личинок в иле и уменьшилось – в остальных грунтах ($p < 0.05$ по критерию Стьюдента для долей).

Большая часть *R*-покатников после дневного эксперимента находилась в иле и фактически поровну в органических остатках и гальке (рис. 8). Минимальное количество миног зарылись в песок. Распределение *R*-особей после ночи (24-часового эксперимента) изменилось по сравнению с днем (10 ч). Количество личинок достоверно увеличилось в иле и уменьшилось в галечном грунте ($p < 0.05$).

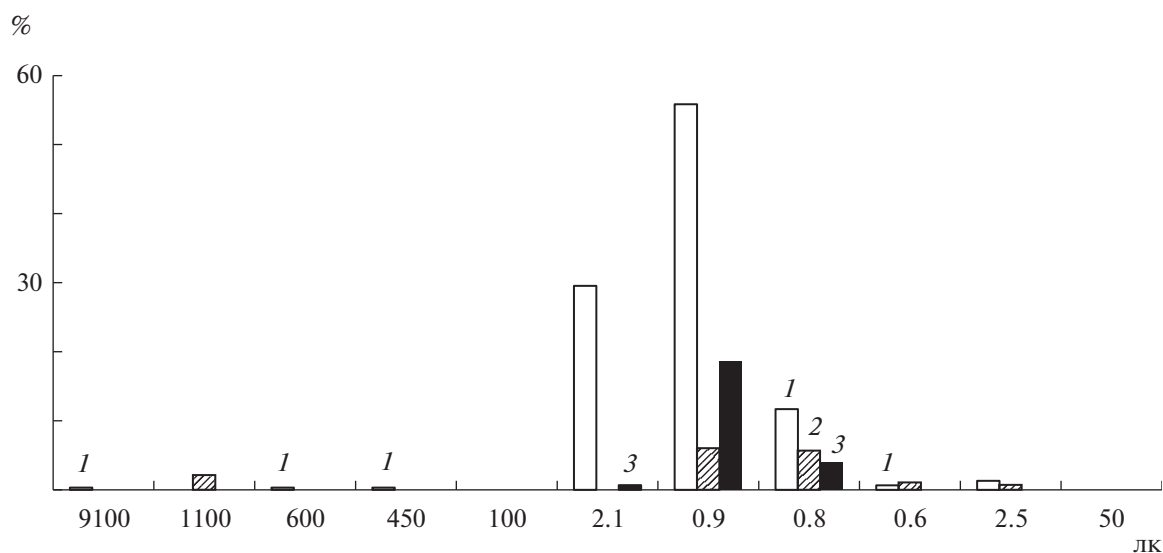


Рис. 6. Динамика выхода из грунта (%) личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* проходной и жилой форм в проточном канале в связи с изменением уровня освещенности (лк): 1 – *R*-личинки в канале с галечным грунтом, 2 – *R*-личинки в канале с илистым грунтом, 3 – *A*-личинки в канале с галечным грунтом.

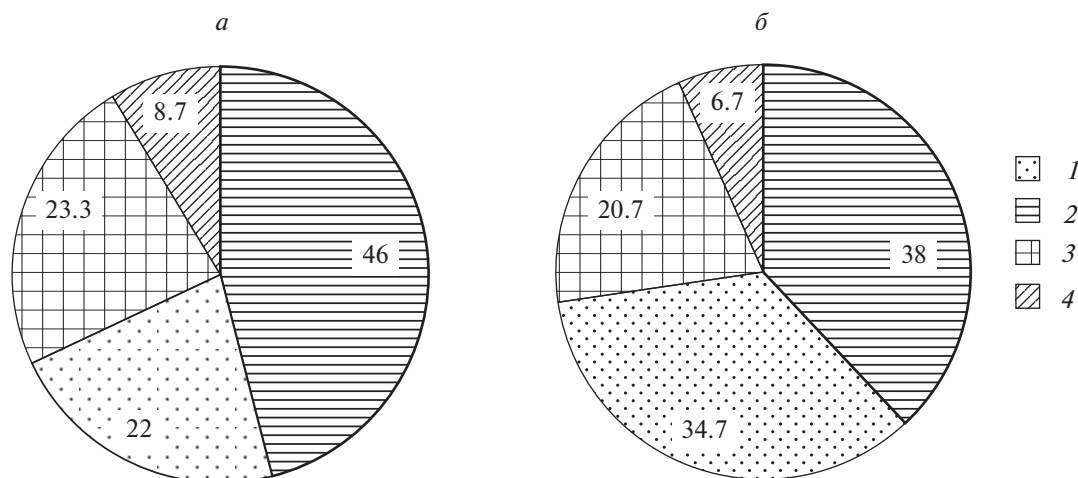


Рис. 7. Распределение (%) *A*-личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* по грунтам четырех типов после 10 ч светлого времени (а) и после 24 ч дня и ночи (б): 1 – ил, 2 – галька, 3 – органические остатки, 4 – песок.

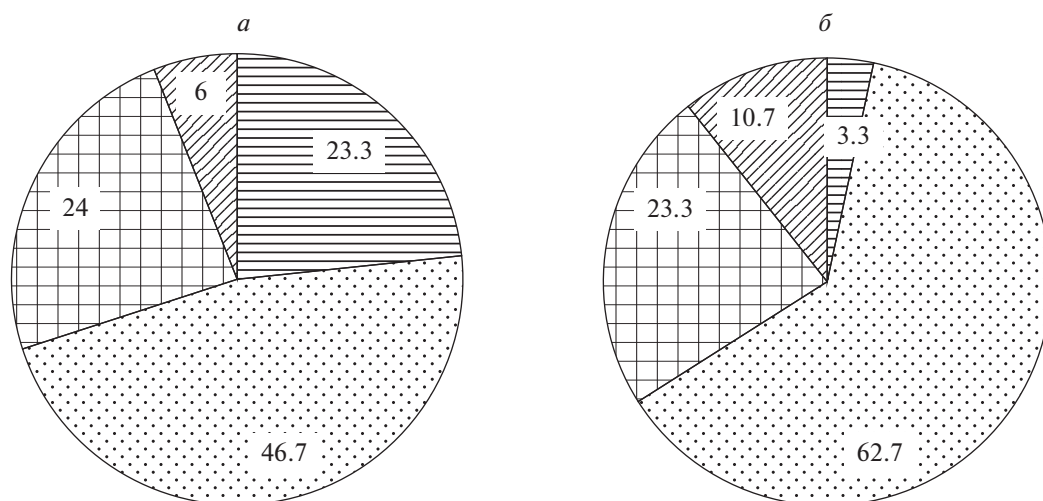


Рис. 8. Распределение (%) *R*-личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* по грунтам четырех типов после 10 ч светлого времени (а) и после 24 ч дня и ночи (б). Обозначения, как на рис. 7.

Сравнение распределения *R*- и *A*-личинки по грунтам четырех типов показало, что доля *R*-личинки была достоверно больше в иле в обоих экспериментах ($p < 0.05$). Также достоверно больше *R*-личинки покинуло галечный грунт за ночное время, чем *A*-личинки ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Е.А. Кириллова с соавт. [15] на примере тихоокеанской миноги относят первичное расселение (скат, покатную миграцию) личинок миног к первой группе миграций – кормовым (нагульным) миграциям, признаки которой – покидание нерестового участка в поисках подходящего для роста и развития особи биотопа внутри речной системы. Для этой группы миграций характерны жесткие временные рамки, массовость ската и его приуроченность к самому темному времени суток. Общая продолжительность покатной миграции небольшая и незначительно варьирует по годам.

Массовые покатные миграции совершают не только миноги, но и личинки многих видов рыб. Механизмы ската наиболее хорошо изучены на примере плотвы *Rutilus rutilus* L. [6, 10]. На ранних и поздних личиночных этапах развития (C_1 – D_2) мигранты плотвы скатываются в русловом потоке в ночное время. В дневное время, когда миграция прекращается, рыбы обитают в прибрежье, т.е. на протяжении суток у них меняется отношение к течению – реореакция. Днем мигрирующие личинки плотвы предпочитают отсутствие течения и уходят в затишные зоны, а ночью активно выходят в русловую поток. Перераспределение рыб между прибрежьем и русловым потоком повторяется каждую ночь ~2–3 нед до тех пор, пока скат не завершится. Таким образом, среди факторов, отвечающих за начало и прекращение покатной миграции в течение суток, можно выделить два основных: освещенность и течение.

Существенное различие в расселении личинок речной миноги и плотвы на ранних этапах онтогенеза – биотопы, в которых начинается и заканчивается покатная миграция. Для плотвы это мелководные прибрежные биотопы, для миног – бенталь с грунтами разных типов. Очевидно, что после перехода на экзогенное питание ранние личинки речной миноги не могут находить достаточное питание в галечных грунтах нерестилищ в течение продолжительного времени. Трофический фактор побуждает их к расселению и смене типа местообитания. Все личинки, отловленные в русловом потоке, уже перешли на экзогенное питание.

Миграционную активность покатников миноги в экспериментах наблюдали при сумеречно-ночной освещенности и только при сочетании двух других факторов: наличии течения (руслово-

го и подруслового) и галечного грунта. Динамика покидания личинками галечного грунта в проточном канале полностью соответствует суточной динамике покатной миграции ранних личинок речной миноги [8]. Покатники начинают и заканчивают выходить в поток в вечерние и утренние сумерки соответственно, максимум их концентрации в потоке достигает при освещенностях < 1 лк.

Минимальная миграционная активность у *R*-личинки и ее полное отсутствие у *A*-покатников при нахождении в иле и наличии течения еще раз подтверждает, что расселение ранних личинок направлено на переселение в биотопы с илистыми наносами. Покатная миграция, начавшись на нерестилищах, прекращается в пригодных для обитания местах – биотопах с илистыми грунтами. Вероятно, это связано с детритофагией личинок. Оптимальное для их питания местообитание – биотоп с низкой скоростью потока воды и высоким содержанием мелкодисперсного органического вещества (ила). На галечных перекатах высокая скорость потока, концентрация взвешенных в воде органических остатков низкая, что делает эти биотопы мало пригодными для существования.

Необходимость течения для начала покатной миграции демонстрируют результаты экспериментов в непроточном контейнере. В нем (без течения) личинки не покидали грунт независимо от того, галечный он или илистый. Аналогичным было поведение покатников в проточном контейнере – с течением, но без подруслового потока. На первый взгляд это противоречит результатам, полученным в канале с течением, когда личинки покидали галечный грунт. Однако существенным различием этих двух экспериментов было наличие в канале подруслового потока и его отсутствие – в контейнере. Учитывая, что до начала миграции личинки прячутся между камнями на нерестилищах, они могут воспринимать наличие течения реки по подрусловому потоку.

Ранние личинки миног, покидая грунт в районе нерестилищ, начинают расселяться по реке в поисках мест, пригодных для обитания. Авторы предполагают, что один из критериев пригодности – тип грунта. Результаты экспериментов, целью которых было определить предпочитаемый покатниками речной миноги тип грунта, подтверждают, что это илстые грунты, причем личинки, изначально оказавшиеся в других грунтах, покидают их и перемещаются в ил. Такое перераспределение происходит в ночное время, что совпадает с увеличением миграционной активности миног при низкой освещенности. Высокая доля особей в галечном грунте связана с тем, что в пространство между камнями личинкам спрятаться быстрее и проще.

Полученные в ходе экспериментальных работ результаты подтверждаются также полевыми наблюдениями. В первое лето жизни личинки после завершения покатной миграции предпочитают неглубокие иловые наносы на песчаном основании [8, 16]. В меньшей степени бывшие покатники встречаются в слое органических остатков по берегам. Наличие пищи в кишечниках личинок указывает на то, что один из факторов, влияющих на миграционную активность, — переход личинок на экзогенное питание. Наши данные показывают, что захват частиц пищи личинками начинается не после того, как они оседают в илистом грунте, как это предполагалось ранее [5], но, вероятно, еще в нерестовом грунте. Личинки 0+ не могут находить достаточно пищи в галечниках нерестилищ, что может быть одним из факторов, побуждающих их к смене местообитания.

Полученные данные позволяют отчасти судить и об индивидуальной продолжительности ската для ранних личинок речной миноги. Так, за первую ночь ската можно принять ночь отлова покатников ихтиопланктонной конусной ловушкой. После этого часть личинок завершили покатную миграцию — они фактически не проявили миграционной активности в проточном канале с илистым грунтом. Другие особи (в канале с галькой) продолжили скатываться и во вторую ночь. Логично предположить, что расселение будет продолжаться до тех пор, пока все покатники не осядут в пригодных местообитаниях.

Переходя к сравнению поведения личинок проходной и жилой популяций, нужно отметить, что большая часть проходных особей (77%) так и не вышли на течение (даже при наличии подруслового потока). Проходные личинки были крупнее резидентных и календарно их скат приходился на более поздние сроки, т.е. исследования с анадромными миногами выполнены в конце покатной миграции. Можно предполагать у покатников проходной формы ослабление миграционного состояния и поэтому они остались в канале с галькой. Так или иначе тенденция к покиданию галечного грунта при наличии руслового и подруслового течений одинакова у А- и R-личинок.

Первичное расселение независимо от того, в какой форме принадлежат личинки, происходит на одних и тех же стадиях развития личинок при относительно одинаковых внешних условиях. При этом А- и R-покатники мало различаются морфологически.

Выводы. Закономерности начала покатной миграции у ранних личинок проходной и жилой форм речной миноги совпадают. Скаты начинаются в вечерние сумерки на каменистых грунтах нерестилищ при скоростях течения, превышающих критические скорости течения для личинок. Его пик приходится на самое темное время суток, за-

вершается он в утренние сумерки. Важную роль в реализации программы расселения играет течение — русловое и подрусловое. Подрусловой поток отвечает за выход личинок из грунта нерестилищ и начало миграции, русловое течение обеспечивает перенос мигрантов к местам обитания. Если личинки во время первичного расселения к концу ночного ската снова оказываются в галечном грунте, то по крайней мере на следующую ночь миграция повторяется. Выраженная реакция предпочтения грунтов (покатники преимущественно выбирают илистый грунт) способствует завершению ската после попадания миног в соответствующие местообитания.

Авторы благодарят А.О. Касумяна и В.В. Костина за ценные замечания к тексту рукописи и Д.Ю. Назарова за помощь при сборе материала.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 14-14-01171.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Звездин А.О., Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Кучерявый А.В. Фотопреферендум мигрирующих и немигрирующих личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 56. № 1. С. 126–128.
2. Кучерявый А.В. Внутривидовая структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и ее формирование в реках Западной Камчатки (на примере р. Утхолок): Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2008. 191 с.
3. Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В. и др. Полиморфизм производителей жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 56. № 5. С. 577–585.
4. Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Назаров Д.Ю. и др. Биологическая характеристика смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* из бассейна реки Черная (Финский залив, Балтийское море) // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. № 2. С. 201–211.
5. Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2011. 383 с.
6. Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. Покатная миграция пескороек тихоокеанской миноги и молоди трехиглой колюшки и ее сходство с покатной миграцией молоди лососевых // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VIII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. С. 83–86.
7. Павлов Д.С., Лупандин А.И. Реакции рыб на потоки с различной степенью турбулентности // Докл. РАН. 1994. Т. 339. № 3. С. 427–430.
8. Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. РАН. 2014. Т. 459. № 2. С. 248–251.
9. Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.

10. Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лупандин А.И. и др. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. Вып. 2. С. 257–266.
11. Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузицин К.В. и др. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 3. С. 296–302.
12. Billard R. Les poissons d'eau douce des rivières de France. Identification, inventaire et répartition des 83 espèces. Lausanne: Delachaux & Niestlé, 1997. 192 p.
13. Bristow P. The illustrated encyclopedia of fishes. L.: Chancellor Press, 1992. 303 p.
14. Hardisty M.W. *Petromyzon marinus* (Linnaeus, 1758) // The Freshwater fishes of Europe. 1986. V. 1. Part 1. P. 94–116.
15. Kirillova E., Kirillov P., Kucheryavyu A., Pavlov D. Common Behavioral Adaptations in Lamprey and Salmonids // Jawless Fishes of the World. Cambridge: Cambridge Scholars Publ., 2016. V. 2. P. 196–213.
16. Nazarov D., Kucheryavyu A., Pavlov D. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // Jawless Fishes of the World. Cambridge: Cambridge Scholars Publ., 2016. V. 1. P. 280–298.
17. Richardson M.K., Wright G.M. Developmental transformations in a normal series of embryos of the sea lamprey *Petromyzon marinus* (Linnaeus) // J. Morphol. 2003. V. 257. P. 348–363.
18. Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. 1973. V. 184. P. 1–966.
19. Tahara Y. Normal stages of development in the lamprey, *Lampetra reissneri* (Dybowski) // Zool. Sci. 1988. V. 5. P. 109–118.
20. Yamazaki Y., Fukutomi N., Takeda K., Iwata A. Embryonic development of the Pacific lamprey, *Entosphenus tridentatus* // Zool. Sci. 2003. V. 20. P. 1095–1098.

Experimental Study of the European River Lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) Migratory Behaviour in the Period of Juveniles Initial Dispersion

A. O. Zvezdin, D. S. Pavlov, A. V. Kucheryavyi, I. A. Tsimbalov

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, pr. Leninskii, 33, Russia

Mechanisms of initial dispersion of the European river lamprey early larvae resident and anadromous forms have been experimentally explored. The courses (channel flow and underflow), type of bottom and illumination are the key factors influencing the beginning and the end of downstream migration. Larvae leaving pebble ground of the spawning area when there is underflow, and illumination reduced to the night level, and then they migrate downstream in the channel stream. It is shown that the individuals dispersing from the spawning areas have switched to exogenous feeding. The end of the dispersion occurs after larvae reach oozy habitats of the riverbed, where they could find optimal feeding conditions.

Keywords: European river lamprey *Lampetra fluviatilis*, early larvae behavior, mechanisms of migration, channel flow and underflow, preference for different types of bottom