

УДК 591.52+574.91

ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЕННОСТИ НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ СМОЛТОВ РЕЧНОЙ МИНОГИ *Lampetra fluviatilis* (L.)

© 2018 г. А. О. Звездин¹, * А. В. Кучерявый¹, И. А. Цимбалов¹, В. В. Костин¹, Д. С. Павлов¹¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 12.10.2017 г.

Изучено поведение смолтов речной миноги и изменение их двигательной активности при смене освещенности. Максимальная двигательная активность в аквариуме и установке “открытое поле” отмечена в ночное время при самой низкой из исследованных освещенностей (0.9 лк) и совпала по времени с появлением мигрирующих смолтов в русловом потоке реки. В дневное время при освещенности 900 лк их двигательная активность в “открытом поле” была ниже, что согласуется с отсутствием ската днем. Изменение двигательной активности в течение суток – один из механизмов осуществления покатной миграции у смолтов миног. Начало ее увеличения приходится на вечернее снижение освещенности ниже десятых долей люкса (первая половина ночи), окончание – до утреннего увеличения освещенности. Предполагается наличие у смолтов речной миноги циркадных ритмов активности.

Ключевые слова: речная минога *Lampetra fluviatilis* (L.), смолты, двигательная активность, миграционное поведение, механизмы миграции, циркадные ритмы, освещенность, хронобиология

DOI: 10.1134/S0320965218040162

ВВЕДЕНИЕ

Личинки речной миноги *Lampetra fluviatilis* длительное время (3–6 лет) обитают в реках. Личиночная фаза развития завершается метаморфозом, после которого особи проходных форм смолтифицируются. Этот процесс аналогичен процессу смолтификации лососевых рыб (Salmonidae) [9, 26]. К поведенческим аспектам такого превращения относятся переход к частичному обитанию в толще воды (в отличие от личинок, которые большую часть времени проводят в грунте) и покатная миграция, в ходе которой смолты перемещаются из реки в нагульные водоемы – моря, озера и водохранилища.

В реках бассейна Финского залива, как и в большей части Европы, смолты речной миноги отмечаются уже в начале зимы, но их массовая покатная миграция приходится, главным образом, на весенние месяцы с пиком в период половодья [2, 4, 19, 25, 35–37].

Суточная динамика миграции смолтов речной миноги рассмотрена в работе Д.С. Павлова с соавт. [4], в которой показано, что скат происходит в ночное время суток. Он начинается с вечерним падением освещенности ниже 0.1 лк и заканчивается утром до наступления освещенности 0.1 лк. Это соответствует данным о предпочтении смолтами ночных уровней освещенности в фотоградиентных условиях (в эксперименте – <0.4 лк).

Ночная миграция – это механизм защиты от хищников.

В настоящее время, кроме отрицательного фотопреферендума, не выявлены другие поведенческие реакции смолтов миног, связанные с осуществлением их покатной миграции. На основании многочисленных аналогий в жизненном цикле между миногами и лососевыми рыбами (Salmonidae), можно предполагать, что механизмы их покатных миграций сходны [1, 3, 9, 10, 20, 34]. Один из таких поведенческих механизмов, по видимому, изменение двигательной активности особей. Известно, что двигательная активность рыб и миног связана с их циркадными ритмами [12, 23, 24, 27, 28, 31, 33, 38].

Цель работы – изучение двигательной активности смолтов речной миноги при сочетании двух факторов: освещенности и времени суток.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в апреле–мае 2017 г. Смолтов отлавливали 16–19 апреля в р. Черная (Ленинградская обл.; 60°13'15.74" с.ш., 29°30'56.26" в.д.), впадающей в Финский залив, в ночное время непосредственно в русловом потоке по стандартной методике пассивных ловов [8]. Подробное описание реки на участке работ приведено ранее [7]. Использовали конусную сеть из безузловой дели с

ячей 3 мм. Площадь входного отверстия сети 1 м², экспозиция – 30 мин. Скорость течения в месте лова достигала 0.76 м/с, температура воды – 1.5–2.5°C. Эксперименты выполняли в период весеннего половодья с уровнем воды 200 см, что близко к максимальным значениям, отмеченным в работе [4].

Смолтов отлавливали в сроки прохождения ската в 2015–2016 гг. [4]. Все эксперименты также выполнены в период покатной миграции.

После отлова смолтов в течение 1–3 сут содержали в проточных садках, установленных в реке и закрытых от прямых солнечных лучей. Далее особей транспортировали (780 км) на плавучую экспериментальную базу Института проблем экологии и эволюции РАН (Рыбинское водохранилище), в аэрируемых баках с речной водой объемом 35 и 55 л. За время перевозки (11 ч) температура воды в баках изменилась с 2.5 до 4°C, отхода особей не отмечено.

Смолтов (90 экз.) содержали в аквариуме объемом 160 л с шестью укрытиями (перевернутые усеченные конусы из непрозрачного пластика с двумя входами на противоположных сторонах). В них могли поместиться все особи, но обычно находилось не более половины смолтов. Грунт на дне аквариума отсутствовал. Плотность посадки относительно площади дна была 0.98 экз./дм². Температура воды в аквариумах и установке “открытое поле” варьировала от 5 до 6°C. Каждый день меняли четверть объема воды в аквариуме; для содержания смолтов и экспериментов использовали речную воду (из притока Рыбинского водохранилища). Общий срок содержания смолтов в аквариуме превысил 1 мес, отход от общего числа отловленных особей за весь период исследования составил 4.5%.

При содержании смолтов сохраняли чередование дня и ночи (12/12 ч); необходимый уровень освещения в помещении, изолированном от естественного освещения, создавали при помощи искусственного электрического света. В дневное время (07:00–19:00) освещенность над аквариумами была 80 лк, в ночное время (19:00–07:00) – <0.1 лк.

Двигательную активность смолтов определяли двумя способами. Первый способ – визуальный подсчет количества неактивных и находящихся в движении особей в аквариуме неоднократно в течение суток. В условиях ночной освещенности использовали кратковременное подсвечивание аквариума узконаправленным источником света низкой интенсивности. Особое внимание уделяли поведению смолтов после включения и выключения освещения. При регулярной смене освещенности наблюдение вели в течение всего времени содержания смолтов (>20 сут наблюдений в апреле и мае). После этого изучали изменение активности смолтов при нарушении чередо-

вания темновых и световых периодов – при включенном освещении ночью (наблюдения в течение 2 сут) и выключенном днем (4 сут).

Второй способ – изучение двигательной активности в установке “открытого поля” (эксперименты проведены 22–30 апреля 2017 г.). Использовали прямоугольный пластиковый аквариум с белым дном (размеры дна 38 × 38 см, глубина воды 4 см), размеченный черными линиями на 25 (5 × 5) одинаковых секторов размером 7.6 × 7.6 см каждый (рис. 1). Смолтов сажали в установку по одному, затем учитывали количество пересечений головным отделом туловища смолта линий разметки в первые 10 мин, далее по 10 мин после 20, 40 и 60-й мин эксперимента. Дополнительно отмечали траектории, по которым плавал смолт и предпочитаемую им глубину: у дна, в толще или у поверхности воды. Освещенность над установкой измеряли непосредственно над водой, разница освещенности над разными ее участками не превышала 0.1 лк.

Было выполнено три серии экспериментов. Серия № 1 – в дневное время суток при освещенности 900 лк над установкой “открытое поле”, № 2 – в ночное время при освещенности 0.9 лк. Смена освещенности при содержании смолтов в аквариумах соответствовала естественной. Особей брали в эксперимент из аквариумов через 2 ч после включения или выключения освещения (в 09:00 или 21:00 для серии № 1 или 2, соответственно).

Серия № 3 выполнена в дневное время суток при освещенности 0.9 лк на уровне поверхности воды в установке “открытое поле”. Естественная смена освещенности была намеренно нарушена – после ночи в 07:00 свет над аквариумом не включали, т.е. смолтов продолжали содержать в дневное время при освещенности <0.1 лк. Эксперименты начинали в 09:00.

В каждой серии использовано по 24 смолта, всего 72 экз. Длина тела особей (*TL*) в среднем была 124.9 мм, масса тела (*W*) – 3 г.

Статистическую обработку данных проводили в программах Excel и Statistica 10 с использованием критерия Манна–Уитни, критерия Стьюдента для долей и *t*-теста Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Поведение смолтов в реке во время покатной миграции. Концентрация смолтов миноги в русловом потоке 16–19 апреля 2017 г. была 0.32 экз./100 м³ воды. Все смолты выловлены при освещенности 0.003–0.04 лк в течение ~22:00–04:00, отмечено несколько пиков концентрации смолтов в потоке (рис. 2), как и в предыдущем исследовании 2015–2016 гг. [4].

Поведение смолтов в аквариуме. В естественных условиях наблюдать за поведением смолтов миног в течение суток не представляется возможным. По-

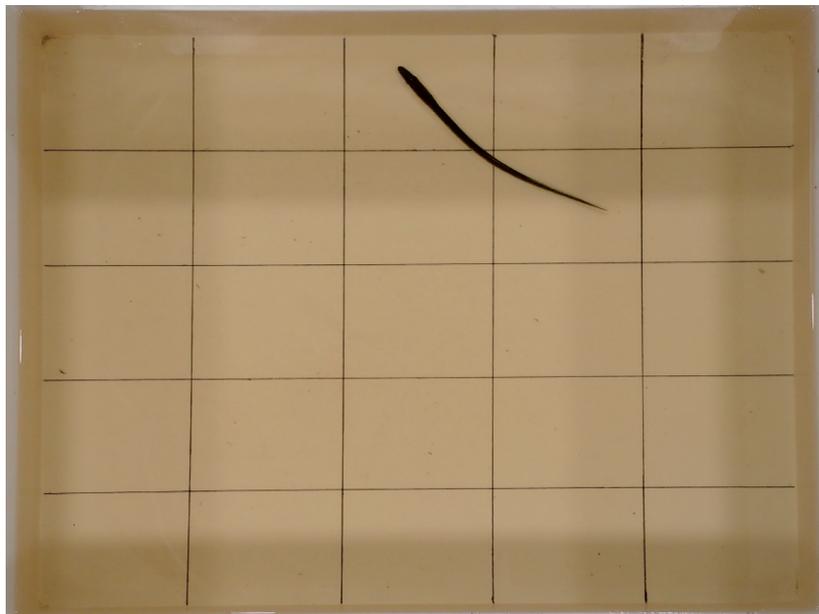


Рис. 1. Установка “открытое поле” для измерения двигательной активности смолтов *Lampetra fluviatilis*.

этому отдельным источником информации стали наблюдения за смолтами в аквариумах.

Днем все особи лежали на дне и почти не проявляли плавательной активности. Они образовывали скопления, ложась друг на друга, преимущественно у стенок, в углах аквариума или укрытиях. Отдельные особи присасывались к стенкам или дну аквариума.

После выключения света в 19:00 отдельные особи начинали хаотично плавать, задевая еще неактивных. За 2 ч все смолты постепенно приходили в активное движение, этот процесс лучше всего аппроксимируется полиномиальной кривой, близкой к логистическому распределению (рис. 3а). Далее в течение ~5–6 ч, с 21:00 до ~02:30–03:00, уровень активности особей был близок к 100% (рис. 2). Все смолты активно плавали у стенок и в углах аквариума, чаще у дна или в толще воды, чем у поверхности.

Ночью, в ~03:00, при постоянной освещенности <0.1 лк активность смолтов начинала постепенно снижаться. За 3 ч до утреннего включения света в 07:00 все особи уже лежали на дне поодиночке или небольшими скоплениями. Снижение активности аппроксимируется линейной кривой (рис. 3б). Период ночной активности, когда все особи находились в движении, длился ~5–6 ч (рис. 2). Увеличение уровня освещенности в 07:00 до 80 лк, привело к постепенному, в течение нескольких часов, сбору смолтов в более плотные группы в углах аквариумов и укрытиях.

Когда свет над аквариумом на ночное время не выключали, смолты активность не проявляли. Как и днем, они лежали в группах в углах аквариума или укрытиях.

Поведение смолтов в установке “открытое поле”. Смолты почти весь эксперимент плавали у дна, изредка поднимаясь к поверхности воды. Они двигались преимущественно у стенок и в углах установки “открытое поле”, самые крупные особи могли выплывать в ее открытую часть.

Максимальный уровень двигательной активности в “открытом поле” смолты проявили ночью в темноте (серия № 2) – в среднем за эксперимент 458 пересечений разметки каждые 10 мин (табл. 1). Меньше они плавали при дневной освещенности (серия № 1) – в среднем 341 пересечение. Минимальную двигательную активность смолты проявили в серии № 3 (дневное время, ночная освещенность) – всего 247 пересечений. Уровни двигательной активности смолтов во всех сериях достоверно различны по критерию Манна–Уитни при $p < 0.05$ (табл. 2).

В сериях № 1 и 3 (дневное время суток) двигательная активность смолтов увеличивалась к 20–30 мин и затем снижалась почти вдвое к концу эксперимента. В ночное время (серия № 2) смолты плавали почти с одинаковой активностью (рис. 4).

Дневные эксперименты (серии № 1 и 3) начинали проводить через 5 ч после окончания периода ночной активности (09:00), т.е. минимальный перерыв для смолтов перед участием в первых экспериментах был 5 ч, максимальный – более 10 ч. Дисперсионный анализ не показал связи между временем, прошедшим после окончания периода ночной активности и уровнем двигательной активности смолтов в “открытом поле” ($p > 0.13$).

Ночью первых смолтов брали в эксперимент (серия № 2) сразу после наступления периода

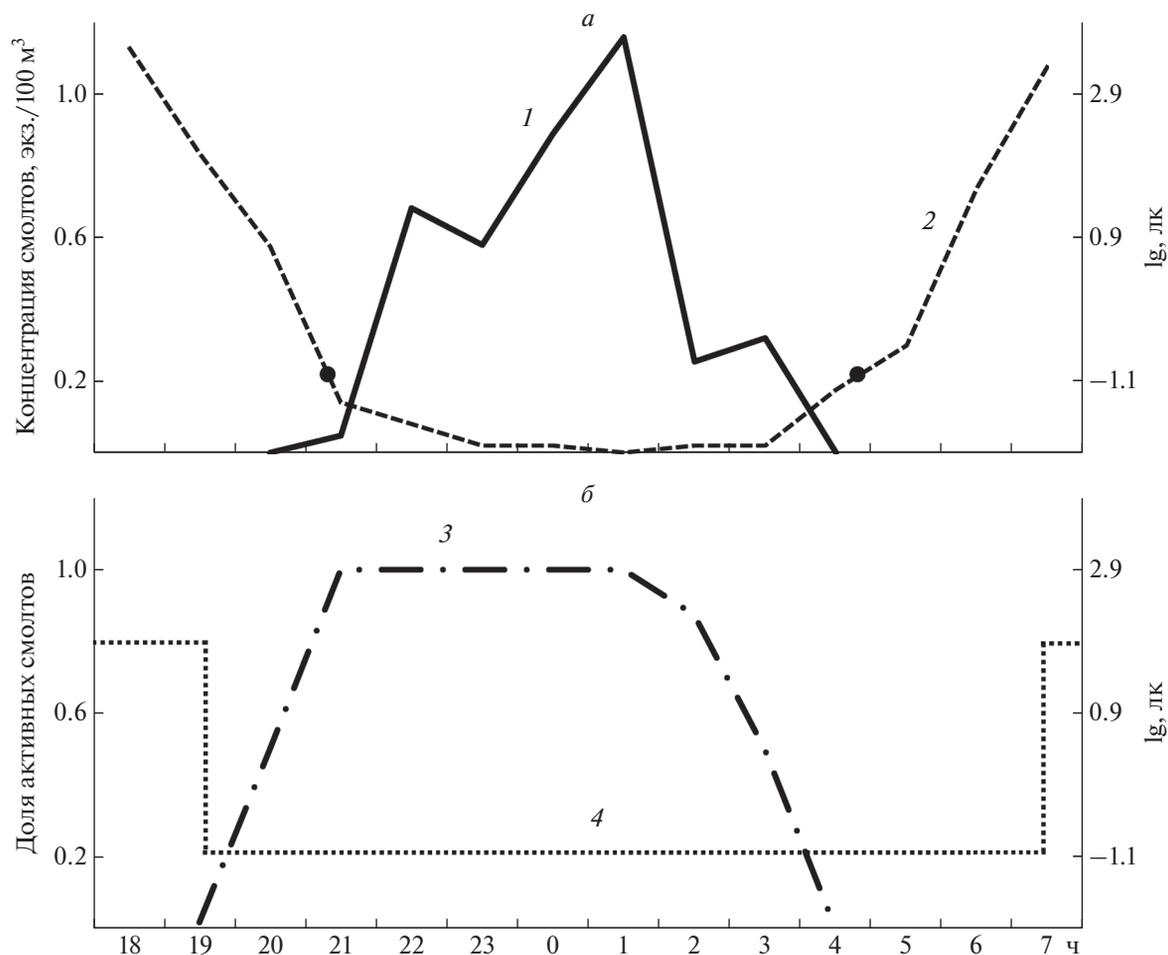


Рис. 2. Суточная динамика концентрации покатных смолтов *Lampetra fluviatilis* в естественных условиях 17–18 апреля 2017 г. (а) и пример динамики ночной активности смолтов в аквариальных условиях (б). 1 – концентрация смолтов в русловом потоке, 2, 4 – освещенность (лк) в естественных и аквариальных условиях, соответственно (на кривой 2 точками обозначена освещенность 0.1 лк в естественных условиях), 3 – активность смолтов (в долях от единицы) в аквариуме.

ночной активности (21:00). Перед началом последних ночных экспериментов особи уже активно плавали по аквариуму 4–5 ч. Дисперсионный анализ не выявил изменений в двигательной активности смолтов в “открытом поле” в связи со временем, которое прошло с начала периода ночной активности ($p > 0.29$). Результаты анализа недостоверны (для всех трех серий), как при использовании средних значений активности за данную серию, так и при сравнении со средними за каждый из четырех временных отрезков эксперимента.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Высокая концентрация смолтов в русловом потоке в апреле 2017 г. еще раз подтверждает данные, что сезонный пик ската приурочен к повышению уровня воды в реках. Поимки смолтов только при сотых и тысячных долях люкса соот-

ветствуют суточной динамике покатной миграции, выявленной ранее [4].

При содержании в искусственных условиях максимальная двигательная активность смолтов в течение суток отмечена в ночное время в темноте, как при содержании в аквариуме, так и во время эксперимента “открытое поле”. В это время суток (21:00–05:00) в реке в период весеннего половодья смолты речной миноги, как и других видов миног, совершают покатную миграцию [4, 13, 15, 22, 29, 30, 32]. Динамика их ската косвенно отражает изменение двигательной активности особей в естественных условиях. В экспериментальных условиях днем при высокой освещенности двигательная активность смолтов снижена, что согласуется с отсутствием ската в естественных условиях в дневное время.

Для многих видов рыб характерна такая поведенческая особенность, как увеличение двигательной активности при уменьшении освещенности. В результате рыбы покидают укрытия, где

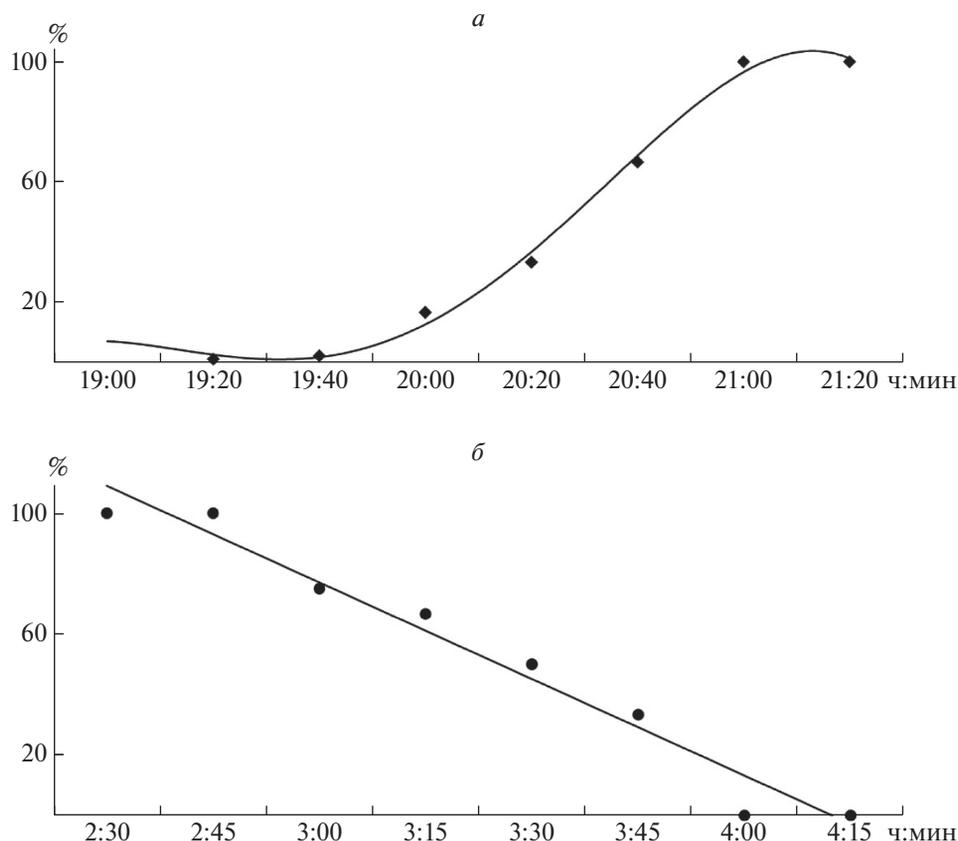


Рис. 3. Возрастание активности смолтов *Lampetra fluviatilis* в аквариуме после вечерней смены освещенности с 80 лк на <0.1 лк (а) и падение активности при постоянной освещенности <0.1 лк (б). По оси ординат – доля активных смолтов, по оси абсцисс – время суток.

находятся в течение дня, и выходят в русловой поток в вечерние сумерки. Этот механизм способствует реализации покатной миграции и хорошо изучен у мальков и смолтов лососевых, имеющих много сходных с миногами черт в жизненном цикле [5, 11, 14, 16–18].

Сходный механизм изменения двигательной активности мигрантов задействован и в осуществлении покатной миграции молоди других возрастов и видов рыб, например, у карповых и окуневых. Известно, что у личинок плотвы *Rutilus rutilus* L. на этапах развития C_1 – D_2 первичное расселение с мест нереста происходит в форме покатной миграции в ночное время. Экспериментально показано, что двигательная активность личинок плотвы повышается с падением освещенности и способствует выходу мигрантных особей в русловой поток [6, 8].

Эксперименты “открытое поле” позволили обособить двигательную активность особей, вызванную миграционным состоянием от влияния других факторов. Высокая двигательная активность смолтов в ночных экспериментах (рис. 4, кривая 1) в течение всего времени пребывания в установке “открытое поле” отражает именно ми-

грационную активность покатных смолтов. Наличие в дневных экспериментах (серии № 1 и 3) пика двигательной активности, а также ненулевой уровень активности в то время, когда скат в реке отсутствует, очевидно, связано с поисковым поведением в новой обстановке – поиском убежищ и укрытий. Отсутствие таковых не соответствует естественной для смолтов среде. Предпочтение определенных видов укрытий и поведение смолтов при их наличии – это вопрос дальнейших исследований.

Высокий уровень освещенности в серии экспериментов № 1 (900 лк) мог служить для смолтов раздражающим фактором, учитывая их отрицательный фотопреферендум [4]. Смолты, стараясь избежать освещенности, демонстрировали средний из изученных уровень двигательной активности. Он не был связан с миграционной активностью, т.к. в дневное время суток покатная миграция отсутствует [4].

Увеличение двигательной активности смолтов, как в реке (о чем можно судить по суточной динамике покатной миграции), так и в аквариумах синхронизировано с падением освещенности ниже пороговой величины (~0.1 лк). Только

Таблица 1. Двигательная активность смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* (число пересечений смолтом линий разметки) в сериях экспериментов № 1–3 в установке “открытое поле”

Период наблюдения, мин	№ 1 (день, 900 лк)	№ 2 (ночь, 0,9 лк)	№ 3 (день, 0,9 лк)
0–10	$\frac{6-656}{339 \pm 199}$	$\frac{5-701}{465 \pm 218}$	$\frac{3-561}{250 \pm 213}$
20–30	$\frac{0-631}{415 \pm 184}$	$\frac{0-677}{459 \pm 222}$	$\frac{0-580}{321 \pm 210}$
40–50	$\frac{0-678}{319 \pm 227}$	$\frac{0-703}{458 \pm 199}$	$\frac{0-647}{256 \pm 223}$
60–70	$\frac{0-596}{246 \pm 241}$	$\frac{0-673}{449 \pm 191}$	$\frac{0-508}{162 \pm 215}$
Среднее	341	458	247

Примечание. Над чертой – минимальное и максимальное значения, под чертой – среднее значение и среднее квадратичное отклонение. Объем выборки в каждой из серий – 24 эксперимента.

Таблица 2. Значения критерия Манна–Уитни для сравнения уровней двигательной активности смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Сравниваемые серии экспериментов (№ 1–3)	$U_{кр}$	$U_{эмп}$	p
1 × 2	207	152	0.0052
1 × 3	207	192	0.0489
2 × 3	207	99.5	0.0001

при такой освещенности смолты находятся в руслевом потоке (рис. 2). Разница в 2 ч в наступлении пороговой освещенности (в аквариальных условиях свет выключали несколько раньше, чем темнело в естественной среде) не влияла на активность смолтов.

Если бы двигательная активность была связана только с освещенностью, то в любое время суток при ее снижении эта активность должна увеличиваться. Однако этого не происходило: в серии экспериментов № 3 (дневное время, ночная освещенность) смолты показали минимальный уровень активности. Здесь разница с началом ската в естественных условиях была уже не 2, а 12 ч. В аквариуме изменение двигательной активности смолтов в течение суток также не подчинялось влиянию исключительно фактора освещенности. Как отмечено выше, переход к ночной активности смолтов происходит только после снижения освещенности, а прекращение активного перемещения за 3–4 ч до включения искусственного освещения (~1–1.5 ч до наступления утренних сумерек в естественных условиях). Завершение периода ночной активности в аквариальных и естественных условиях происходит в одно и то же время – ~04:00, но при разной освещенности (рис. 2).

Графики процессов роста и спада двигательной активности в аквариумах (рис. 3) указывают на их разную природу. Увеличение активности происходит с постоянно возрастающей скоростью – часть смолтов после выключения света начинает активно плавать, задевая других особей, которые после этого включаются в общее движение. Здесь можно выделить действие двух внешних факторов – изменения освещенности и столкновений смолтов. Уменьшение активности, напротив, происходит с постоянной скоростью, эффектов от взаимодействия особей в этом процессе отмечено не было, как и влияния других анализируемых внешних факторов (освещенность была неизменна). Замечено, чтобы “проснуться” смолтам требуется 2 ч, а для “засыпания” – ~1 ч.

Различному влиянию освещенности в разное время суток можно предложить два объяснения. Во-первых, смолты в аквариуме каждую ночь по шесть часов находились в постоянном движении, что, по-видимому, приводило к утомлению. Эффекты усталости могли как ограничивать общее время плавания смолтов, так и снижать их активность в дневное время суток. Однако результаты дисперсионного анализа показали, что двигательная активность смолтов, отдохнувших 5–10 ч перед дневными экспериментами, не различается, и в ночных экспериментах снижения ее не происходит. Это позволяет с большей долей вероятности исключить влияние усталости на суточную динамику двигательной активности смолтов.

Более вероятно, что в регуляции двигательной активности смолтов, наряду с освещенностью участвуют циркадные ритмы особей. На примере взрослой тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) известно, что двигательная активность имеет суточную динамику, которая регулируется циркадными ритмами [27, 28]. Тихоокеанская минога активна в темноте в первой половине ночи, а прекращается ее активность за несколько часов до включения света. Аналогичное поведение наблюдали у смолтов речной миноги. Около 04:00 смолты переходят в режим пониженной активности, что четко зарегистрировано авторами в условиях эксперимента. Поскольку смолтов содержали при чередовании темноты и света (12/12 ч), т.е. при постоянной связи с действующим стимулом – освещенностью, то на данном этапе исследований можно только предполагать у них наличие циркадных ритмов.

Причина закрепления у смолтов миног именно такого суточного ритма, очевидно, связана с миграционной активностью особей. Механизм, при котором, миноги, как и рыбы в ночное время суток проявляют миграционную активность, в том числе увеличение двигательной активности, полезен для снижения пресса хищников [7]. Смолты миноги незадолго до начала утреннего увеличения освещенности уже не будут выходить

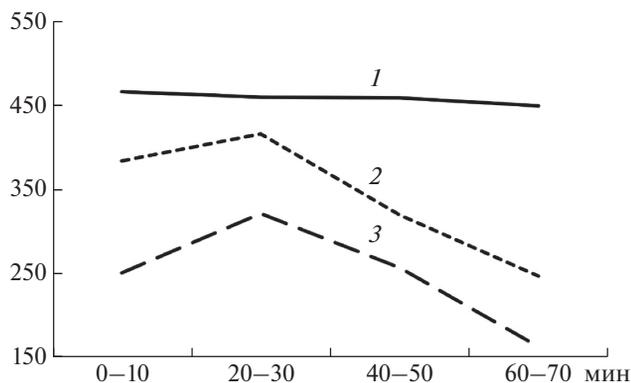


Рис. 4. Изменение двигательной активности смолтов *Lampetra fluviatilis* за время пребывания в установке "открытое поле": 1 — серия № 2 (ночь, освещенность <math><0.9\text{ лк}</math> в эксперименте), 2 — серия № 1 (день, освещенность 900 лк), 3 — серия № 3 (день, освещенность <math><0.9\text{ лк}</math>). Ось ординат — число пересечений.

из укрытий и береговых стаций, куда их могло занести течение в процессе миграции, избегая открытых участков водоемов в период активности сумеречных хищников.

Выводы. Один из механизмов начала покатной миграции смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis*, наряду с характером их фотопреферендума (предпочтение низких освещенностей) — изменение двигательной активности в течение суток. Под влиянием вечернего падения освещенности смолты начинают активно двигаться, что приводит к попаданию их в русловой поток. Снижение активности происходит незадолго до наступления утренних сумерек, в то же время, что и прекращение покатной миграции. Вероятно, окончание периода ночной активности и, соответственно ската, связано с наличием у смолтов циркадного ритма двигательной активности. Он позволяет смолтам покинуть русловой поток до утреннего увеличения освещенности, что снижает вероятность встречи с хищниками и повышает выживаемость.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ №14-14-01171-П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В.А. О систематике и экологии дальневосточной ручьевого миноги из бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 15. С. 43–54.
2. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 467 с.
3. Грищенко О.Ф. К вопросу об экологическом параллелизме между миногами и лососями // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1968. Т. 65. С. 157–168.
4. Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. и др. Временная характеристика покатной миграции смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реке Черная // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 3. С. 276–282. doi 10.7868/S000232917030067
5. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Изв. ТИНРО. Биол. ресурсы. 2011. Т. 164. С. 27–73.
6. Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007. 213 с.
7. 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. doi 10.7868/S0869565214320231
8. Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
9. Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузищин 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.
10. Binder T.R., Cooke S.J., Hinch S.G. The Biology of Fish Migration // Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment. San Diego: Acad. Press, 2011. V. 3. P. 1921–1927.
11. Byrne J. The effect of photoperiod and temperature on the daily pattern of locomotor activity in juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) // Ph. D. Thesis, Dept. Zool. Univ. British Columbia, Vancouver, Canada. 1968. 125 p.
12. Claridge P.N., Potter I.C., Hughes G.M. Circadian rhythms of activity, ventilator frequency and heart rate in adult lamprey, *Lampetra fluviatilis* // J. Zool. 1973. V. 171. P. 239–250.
13. Dauble D.D., Moursund R.A., Bleich M.D. Swimming behavior of juvenile Pacific lamprey, *Lampetra tridentata* // Environ. Biol. Fish. 2006. V. 75. P. 167–171. doi 10.1007/S1064100546987
14. Fernandes W.P.A., Ibbotson A.T., Griffiths S.W. et al. Does relatedness influence migratory timing and behaviour in Atlantic salmon smolts // Anim. Behav. 2015. V. 106. P. 191–199. doi 10.1016/j.anbehav.2015.06.006
15. Goodman D.H., Reid S.B., Som N.A., Poytress W.R. The punctuated seaward migration of pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*): environmental cues and implications for stream flow management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2015. V. 72(12) P. 1817–1828. doi 10.1139/cjfas-2015-0063
16. Hoar W.S. Control and timing of fish migration. // Biol. Rev. 1953. V. 28. P. 437–452.
17. Hoar W.S. Smolt Transformation: Evolution, Behavior, and Physiology // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. P. 1233–1253.
18. Hoar W.S. The Behaviour of Chum, Pink and Coho Salmon in Relation to their Seaward Migration // J. Fish. Res. Board Can. 1951. V. 8. № 4. P. 241–263.
19. Igoe F., Quigley D.T.G., Marnell F. et al. The sea lamprey *Petromyzon marinus* (L.), river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) and brook lamprey *Lampetra planeri* (Bloch) in Ireland: general biology, ecology, distribution and status with

- recommendations for conservation // Biol. Environ. Proc. Roy. Irish Acad., 2004. V. 104B. № 3. P. 43–56.
20. Kirillova E., Kirillov P., Kucheryavyi A., Pavlov D. Common behavioral adaptations in lamprey and salmonids // Jawless Fishes of the World. Cambridge: Cambridge School. Publ., 2016. V. 2. P. 196–213.
 21. Kucheryavyi A.V., Tsimbalov I., Kirillova E. et al. The need for a new taxonomy for lampreys // Jawless Fishes of the World. Cambridge: Scholars Publ., 2016. V. 1. P. 251–278.
 22. Long C.W. Diurnal movement and vertical distribution of juvenile anadromous fish in turbine intakes // Fish. Bull. 1968. V. 66. P. 599–609.
 23. Lopez-Olmeda J.F., Madrid J.A., Sanchez-Vazquez F.J. Light and temperature cycles as zeitgebers of zebrafish (*Danio rerio*) circadian activity rhythms // Chronobiol. Internat. 2006. V. 23(3). P. 537–550. doi 10.1080/07420520600651065
 24. Lopez-Olmeda J.F., Sanchez-Vazquez F.J. Zebrafish temperature selection and synchronization of locomotor activity circadian rhythm to ahemeral cycles of light and temperature // Chronobiol. Internat. 2009. V. 26(2). P. 200–218. doi 10.1080/07420520902765928
 25. Lucas M., Bracken F. Potential impacts of hydroelectric power generation on downstream-mowing lampreys of Howsham, Yorkshire Derwent. Durham: Durh. Univ. School Biol. Biomed. Sci., 2010. 29 p.
 26. Masuda T., Iigo M., Mizusawa K. et al. Variations in plasma melatonin levels of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) under various light and temperature conditions // Zool. Sci. 2003. V. 20. P. 1011–1016. doi 10.2108/zsj.20.1011
 27. Menaker M., Moreira L.F., Tosini G. Evolution of circadian organization in vertebrates // Braz. J. Med. Biol. Res. 1997. V. 30. P. 305–313.
 28. Morita Y., Tabata M., Uchida K., Samejima M. Pineal-dependent locomotor activity of lamprey, *Lampetra japonica*, measured in relation to LD cycle and circadian rhythmicity // J. Comp. Physiol. A. 1992. V. 171. P. 555–562.
 29. Moser M.L., Jackson A.D., Lucas M.C., Mueller R.P. Behavior and potential threats to survival of migrating lamprey ammocoetes and macrophthalmia // Rev. Fish. Biol. Fisheries. 2014. V. 25(1). P. 1–14. doi 10.1007/s11160-014-9372-8
 30. Moursund R.A., Dauble D.D., Bleich M.D. Effects of John Day Dam bypass screens and project operations on the behavior and survival of juvenile Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) // Rept. U.S. Army Corps Eng. Portland, Oregon, 2000. 25 p.
 31. Philp A.R., Garcia-Fernandez J.M., Soni B.G. et al. Vertebrate ancient (VA) opsin and extraretinal photoreception in the Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Exp. Biol. 2000. V. 203. P. 1925–1936.
 32. Potter I.C., Huggins R.J. Observations on the morphology, behaviour and salinity tolerance of downstream migrating river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) // J. Zool. 1973. V. 169. P. 365–379.
 33. Pozo A. del, Sánchez-Férez J.A., Sánchez-Vázquez F.J. Circadian Rhythms of Self-feeding and Locomotor Activity in Zebrafish (*Danio rerio*) // Chronobiol. Internat. 2011. V. 28(1). P. 39–47. doi 10.3109/07420528.2010.530728
 34. Samejima M., Shavali S., Tamotsu S. et al. Light and temperature-dependence of the melatonin secretion rhythm in the pineal organ of the lamprey, *Lampetra japonica* // Jap. J. Physiol. 2000. V. 50. P. 437–442.
 35. Thiel R., Salewski V. Verteilung und Wanderung von Neuenaugen im Elbeästuar (Deutschland) // Limnologica. 2003. Bd 33. S. 214–226. doi 10.1016/S0075-9511(03)80015-4
 36. Tuunainen P., Ikonen E., Auvinen H. Lamprey and lamprey fishing in Finland // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1980. V. 37. P. 1953–1959.
 37. Waterstraat A., Krappe M. Beiträge zur Ökologie und Verbreitung von FFH-Fischarten und Rundmäulern in Mecklenburg-Vorpommern: 1. Das Flußneuenauge (*Lampetra fluviatilis* L.) im Peenesystem // Natur. Mecklenburg-Vorpommern. 2000. Bd 35. S. 64–79.
 38. Zhdanova I.V., Reeb S.G. Circadian rhythms in fish // Behav. and Physiol. of Fish. 2006. V. 24. P. 197–238. doi 10.1016/S1546-5098(05)24006-2

Influence of Illumination on the Locomotor Activity in Smolts of European River Lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.)

A. O. Zvezdin^a, *, A. V. Kucheryavyi^a, I. A. Tsimbalov^a, V. V. Kostin^a, and D. S. Pavlov^a

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Russia

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

The behavior of the European lamprey smolts and changes in their locomotor activity have been studied during illumination alternation. Smolts have demonstrated the maximal level of their locomotor activity in the tanks and in the “Open Field” experimental facility during nighttime at the lowest explored illumination (0.9 lx). The maximal locomotor activity coincided in time with the appearance of migrating smolts in the river flow. In daytime, the locomotor activity of the smolts was lower at illumination of 900 lx which corresponds to the absence of daytime downstream migration. The change in the locomotor activity during twenty-four hours is considered as one of the mechanisms of realization of the downstream migration of smolts. The increase in the locomotor activity starts soon after an evening decrease in illumination below 0.1 lx and falls on the first half of night. The period of the increased locomotor activity ends before morning twilight. The presence of the circadian rhythms of locomotor activity in smolts of the European river lamprey is suggested.

Keywords: European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.), smolts, locomotor activity, migratory behavior, mechanisms of migration, circadian rhythms, illumination, chronobiology