

УДК 591.52+574.91

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РЕОРЕАКЦИИ ПОКАТНЫХ СМОЛТОВ РЕЧНОЙ МИНОГИ *Lampetra fluviatilis* (L.) ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОСВЕЩЁННОСТИ

А. О. Звездин\*, академик РАН Д. С. Павлов, И. А. Цимбалов, А. В. Кучерявый

Поступило 29.04.2019 г.

Реореакция покатных смолтов речной миноги изучена в опытах, выполненных при дневной и ночной освещённостях. Выяснено, что днём смолты малоактивны, и если перемещаются вниз по течению, то в основном в активно-пассивной форме (ориентация головой против течения, скорость перемещения смолтов ниже скорости потока). Ночью они активны и перемещаются вниз по течению в активной форме (головой вниз по течению, их скорость превышает скорость потока). Эти данные хорошо согласуются с полученными ранее данными по ночной динамике миграции молоди смолтов в течение суток в естественной среде обитания. Таким образом, покатная миграция смолтов речной миноги носит активный характер.

*Ключевые слова:* речная минога *Lampetra fluviatilis* (L.), смолты, миграция вниз по течению, миграционное поведение, механизмы миграции, относительная влажность, освещение.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524874469-472>

Смолты речной миноги *Lampetra fluviatilis* в весенние месяцы совершают покатную миграцию (скат) в ночное время из рек [1]. Поведенческие механизмы начала и завершения миграции в течение суток описаны ранее. Скаты начинаются в вечерние сумерки: смолты покидают укрытия в прибрежье благодаря повышенной двигательной активности и выходят в русловой поток — мигрантный биотоп [2]. Завершается скат до наступления утренних сумерек, подчиняясь циркадному ритму мигрантов, покидающих русловой поток и возвращающихся в прибрежье, — резидентный биотоп [3]. Поведение смолтов в русловом потоке практически не изучено.

Движение рыб при покатных миграциях имеет одну из трёх форм [4]: пассивная — скат в неориентированном к течению состоянии, активная — активное движение вниз по потоку, активно-пассивная — рыбы ориентированы головой против потока и сносятся, слабо сопротивляясь ему. Форма движения смолтов миноги и особенности их реореакции (отношение к течению) неизвестны. Получение такой информации критически важно для понимания поведенческих механизмов миграции миног.

Цель данной работы — изучение особенностей поведения в потоке воды смолтов речной миноги в период покатной миграции. В задачи работы вхо-

дило экспериментальное исследование формы движения мигрантов, скорости их плавания и преодолеваемого расстояния при разной освещённости.

Работа выполнена в апреле—мае 2017 г. Смолтов отлавливали на р. Чёрная (впадает в Финский залив) во время покатной миграции из реки в море. Отлов — на стрежне реки по стандартной методике пассивных ловов с модификациями [3]. Использовали конусную сеть (площадь входного отверстия 1 м<sup>2</sup>). Температура воды в реке 1,5–2,5 °С. Опыты на течении проводили в лаборатории ИПЭЭ РАН. Длина тела *TL* особей 124,9 (95,5–157) мм, масса *W* — 3 (1,2–5,8) г. Окраска тела серебристая.

После вылова и до опытов (2 нед.) смолтов содержали в аквариуме (*V* = 160 л) с искусственными укрытиями (плотность посадки 1 экз./дм<sup>2</sup> дна), температура воды 5–6 °С. Режим освещения — чередование света (80 лк) и темноты (0,1 лк) 12/12 ч с включением освещения в 7 ч утра.

Поведение смолтов изучали в кольцевом канале с круговым течением (рис. 1). Наружный диаметр канала 120 см, ширина 15 см, длины наружной и внутренней окружностей 377 и 283 см соответственно. Грунт на дне канала отсутствовал.

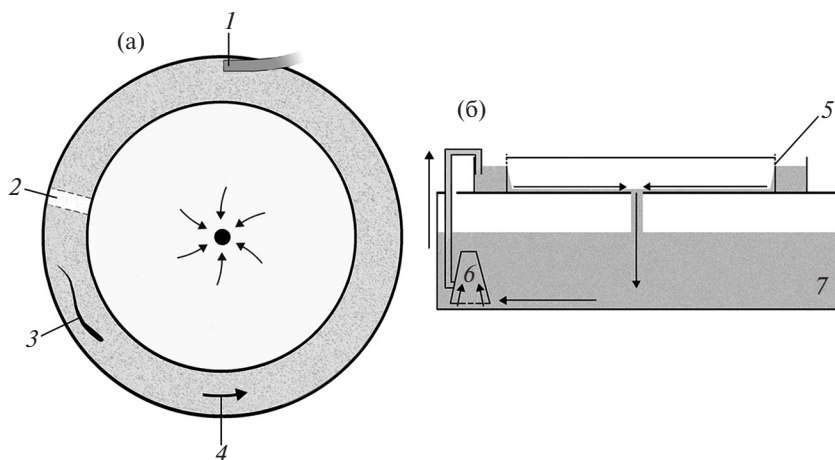
Температура воды в кольцевом канале была такой же, как и в аквариуме, в котором содержали смолтов, уровень воды 12 см. Воду подавали из резервуара с речной водой по шлангу с помощью погружного насоса. Из установки вода сливалась обратно в резервуар через сетчатую верхнюю часть

Институт проблем экологии и эволюции

им. А.Н. Северцова

Российской Академии наук, Москва

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



**Рис. 1.** Кольцевой канал. а — вид сверху, б — поперечный разрез. 1 — шланг, 2 — полоска света для ночных наблюдений за перемещениями смолтов, 3 — смолт, 4 — направление течения, 5 — сетка для слива воды, 6 — насос, 7 — резервуар с водой.

внутренней стенки. Во время опытов воду в установке не меняли.

Так как смолты больше 95% времени плавали вдоль наружной стенки канала у дна, эта траектория была выбрана для установки рабочих скоростей течения в канале, расчётов скорости плавания особей и преодолеваемого ими расстояния. При отработке методики проведения опытов на этой траектории выставляли скорость 10 см/с. Используемые для основных работ скорости течения приведены в табл. 1.

Опыты проводили в светоизолированном помещении при двух освещённостях: 900 лк в дневное время и <0,01 лк ночью. В ночных опытах с помощью лампы накаливания красного цвета поперёк канала создавали полоску слабого света (<1 лк) шириной 2 см для учёта направления перемещений смолтов и их положения относительно течения.

В каждом опыте исследовали поведение одной особи. Смолта 15 мин адаптировали к условиям установки без течения, после чего создавали течение и 30 мин проводили наблюдения. Параметры поведения регистрировали в течение 0–10 и 20–30 мин

**Таблица 1.** Скорости течения в кольцевом канале

Траектория	Скорость	
	у дна	в толще
Вдоль наружной стенки	<u>20</u>	<u>24,2</u>
	<u>1,6</u>	1,93
Вдоль внутренней стенки	<u>12,3</u>	<u>13,6</u>
	0,98	1,1

Примечание. Над чертой — абсолютная скорость, см/с; под чертой — усреднённая относительная, TL/с. Жирным шрифтом выделены скорости на траектории основных перемещений смолтов.

от начала опыта. В дневное время при освещении регистрировали время плавания против течения, пребывания на месте или движения вниз по течению, считали число кругов, проплываемых смолтом против и по течению. Отмечали положение тела относительно направления течения и продолжительность периода присасывания к стенкам и дну канала. Ночью без освещения считали, сколько раз особь преодолевала полоску света, что принимали за число кругов, которое она проплывала против или по течению.

Скорость плавания рассчитывали по времени, за которое особь преодолевала 1 круг (377 см). Для анализа рассчитывали результирующую величину перемещения за время наблюдения как разность длины пути вверх и вниз по течению. При каждой освещённости проведено по 30 опытов, повторно смолтов не использовали.

Для статистического анализа результатов использовали критерий *t* Стьюдента для связанных выборок и критерий Стьюдента для долей.

Днём смолты больше времени (44,5%) оставались на месте, присосавшись к стенкам канала, чем плавали ( $p < 0,05$ ). Время плавания по течению было больше ( $p < 0,05$ ), чем против него, и составило 38,5 и 17% соответственно. Преодолеваемые расстояния приведены в табл. 2. Днём результирующая величина перемещения составила в среднем 101,22 м вниз по течению.

Ночью смолты проплывали вниз по течению в первые десять минут большее расстояние, чем за 20–30 мин ( $p < 0,05$ ). Эта результирующая величина перемещения достоверно больше, чем днём ( $p < 0,05$ ), равна в среднем 182,09 м. Один смолт из 30

**Таблица 2.** Перемещение смолтов в кольцевом канале

Освещённость	Период опыта, мин	Путь против течения, м	Путь по течению, м
День	0–10	$\frac{0-11,31}{6,59 \pm 3,61}$	$\frac{0-173,42}{60,32 \pm 47,2}$
	20–30	$\frac{0-11,31}{6,28 \pm 5,01}$	$\frac{0-143,26}{53,91 \pm 42,16}$
Ночь	0–10	$\frac{0-3,77}{-}$	$\frac{3,77-139,49}{92,87 \pm 28,6}$
	20–30	$\frac{0-11,31}{-}$	$\frac{0-147,03}{78,91 \pm 35,81}$

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

проплыл против течения 4 круга за время опыта (результаты исключены из анализа).

При дневной освещённости смолты перемещались вниз по течению в активно-пассивной форме; при ночной полоску света они преодолевали, двигаясь вниз по течению головой вперёд, т.е. в активной форме. Средняя скорость перемещения смолтов в этом случае была 37,7 см/с (3 TL/c), что в 1,9 раза больше скорости потока.

Результаты опытов при ночной освещённости согласуются с динамикой ската в естественных условиях [1]. Ночью смолты перемещались в активной форме, добавляя собственную скорость к скорости течения. Наши данные совпадают с результатами длительных опытов в [5], единственной известной нам работы по поведению смолтов миног в потоке, в которых смолты были более активны сразу после снижения освещённости.

В реках смолты скатываются на стрежне, где течение самое сильное. В р. Чёрная скорость потока достигала 67 см/с [1]. В нашей работе в кольцевом канале смолты придерживались скорости потока, близкой к максимальной из предложенных (20 см/с при максимуме 24,2 см/с). В р. Чёрная в период ската смолты находятся в потоке ~5 ч в сутки и могут в таком случае мигрировать вниз по реке на 8 км каждую ночь.

При отработке методики проведения опытов нами отмечено, что при скорости потока 10 см/с вне зависимости от освещённости смолты почти не плавают по каналу. Эти наши данные перекликаются с результатами, полученными в [5]. По сведениям, приведённым в этой работе, более крупные смолты морской миноги *Petromyzon marinus* (TL ~ 165 мм) двигались вниз по течению со скоростью потока. Вероятно, это связано со скоростью течения, выбранной для эксперимента (7 см/с), которая примерно на порядок меньше скоростей речного потока в естественных условиях (0,67–0,83 м/с). Вероятно, слабое течение не стимулирует особей к движению в активной

форме. Для выявления роли скорости течения в реализации активного ската у смолтов миног требуется проведение специальных исследований.

В естественных условиях в светлое время суток смолты не выходят из резидентного в мигрантный биотоп и скат отсутствует [1]. Поэтому эксперименты, проведённые нами в дневное время суток при освещённости 900 лк, не отражали событий, происходящих в реке. Однако они необходимы для понимания влияния фактора освещённости на реореакцию.

Днём смолты проявляли невысокую активность. Около половины времени проводили, присосавшись к стенкам или дну канала, а вниз по течению перемещались в активно-пассивной форме. Только 17% времени они активно двигались против течения. Эти результаты соответствуют данным [5]. Авторы также отмечают незначительное движение смолтов вверх по течению в канале с каменистым грунтом.

Таким образом, реореакция покатных смолтов речной миноги зависит от освещённости и времени суток. Днём в экспериментальной установке при наличии освещения смолты плавают мало, а если перемещаются, то в основном вниз по течению, в активно-пассивной форме. В ночное время смолты плывут головой вниз по течению. Скорость их перемещения ночью складывается из скорости потока и собственной скорости плавания. На основе результатов проведённых опытов и с учётом имеющихся данных о ночной динамике ската в течение суток можно заключить, что покатная миграция смолтов речной миноги носит активный характер.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарности В.В. Костину за консультативную помощь при проведении работ и А.О. Касумяну за ценные замечания к тексту рукописи.

**Источник финансирования.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 19–14–00015).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В., Цимбалов И.А., Кучерявый А.В. // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 3. С. 276–282.
2. Звездин А.О., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В., Павлов Д.С. // Биология внутренних вод. 2018. № 4. С. 75–82.
3. Звездин А.О., Павлов Д.С., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А. // ДАН. 2019. Т. 484. № 2. С. 118–121.
4. Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. М.: Наука, 2007. 213 с.
5. Miehls S.M., et al. // PLoS ONE. 2019. V. 14. № 2. <https://doi.org/10.5066/P92FA3PN>

**EXPERIMENTAL STUDY OF THE EUROPEAN RIVER LAMPREY  
*Lampetra fluviatilis* (L.) DOWNSTREAM MIGRATING SMOLTS  
RHEOREACTION UNDER VARIOUS ILLUMINATIONS**

**A. O. Zvezdin, Academician of the RAS D. S. Pavlov,  
I. A. Tsimbalov, A. V. Kucheryavyy**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russian Federation*

Received April 29, 2019

Rheoreaction of the downstream migrating smolts of the European river lamprey was studied in the experimental conditions at illuminations of day and night intensity. It was found that at the daytime the smolts are mostly dormant and if move downstream then in active-passive form (with the head against the stream, and their speed going beyond the velocity). This data is well within the findings on the night downstream migration of the smolts during the 24 h period in natural conditions. Thus, the downstream migration of the smolts has an active form.

*Keywords:* European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.), smolts, downstream migration, migratory behavior, mechanisms of migration, rheoreaction, illumination.