

УДК 591.52+574.91

ЦИРКАДНЫЕ РИТМЫ И ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ СМОЛТОВ РЕЧНОЙ МИНОГИ *Lampetra fluviatilis* (L.)

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

Поступило 10.09.2018 г.

Исследовали двигательную активность смолтов речной миноги при чередовании света и темноты (12 ч/12 ч) и в условиях темноты. Были выделены две группы смолтов, различающихся по уровню двигательной активности. Доказано наличие у смолтов циркадного ритма и показана его роль в осуществлении их покатной миграции. Увеличение двигательной активности, приводящее смолтов к попаданию в русловой поток, начинается со снижением освещённости в вечерние сумерки. Период высокой ночной активности завершается незадолго до наступления утренних сумерек под действием циркадного ритма особей. Это снижает вероятность воздействия хищников на мигрирующих смолтов.

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

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524842243-246>

Один из механизмов покатной миграции смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* — изменение двигательной активности (ДА) в течение суток. Двигательная активность при дневной освещённости низка, что соответствует отсутствию дневного ската в реках, а при ночной освещённости максимальна: смолты выходят в русловой поток и массово скатываются. Динамике ската смолтов в реке соответствуют ДА смолтов в аквариуме (содержание при чередовании свет/темнота (С/Т), 12 ч/12 ч) и результаты экспериментов в тесте “открытое поле”. Днём при освещении смолты неактивны, а начинают плавать после выключения света вечером [1].

Освещённость — не единственный фактор, определяющий динамику ДА. В экспериментах “открытое поле”, выполненных в дневное время, но при искусственной ночной освещённости, смолты проявляли минимальный уровень ДА. Эти данные позволили предположить наличие у смолтов циркадных ритмов, регулирующих поведение во время ската [1].

Циркадные ритмы обнаружены у многих рыб, и показана их связь с фазой онтогенеза, питанием, размножением, миграциями [4, 6, 7]. Также подтверждено наличие циркадных ритмов и у миног, например у тихоокеанской *Lethenteron*

camtschaticum [5] и морской миноги *Petromyzon marinus* [3]. Однако подобные данные немногочисленны, и они не позволяют связать внутренние ритмы особей с их поведением, в частности миграционным.

Цель настоящей работы — установить наличие циркадного ритма ДА у смолтов речной миноги в период покатной миграции и изучить особенности его проявления.

Работа выполнена в апреле–мае 2017 и 2018 гг. Смолтов отлавливали на р. Чёрная, впадающей в Финский залив, во время их ската из реки в море. Отлов проводили по стандартной методике с модификациями [2]. Эксперименты по изучению циркадных ритмов выполняли в светоизолированной лаборатории ИПЭЭ РАН. Наблюдения в темноте проводили с помощью прибора ночного видения Yukon Tracker (“Yukon Advanced Optics Worldwide”, Литва).

На первом этапе исследования смолтов три недели содержали в общем аквариуме ($V = 160$ л) при плотности посадки относительно дна 1 экз./дм². Режим освещения — чередование искусственных С/Т 12 ч/12 ч [8]. При отработке методики в 2017 г. свет выключали в 16:00–19:00. В 2018 г. использовали следующее расписание чередования С/Т: 07:00–19:00 и 19:00–07:00. Уровень освещённости днём составлял 80 лк (в естественных условиях в это время смолты прячутся в укрытиях), ночью — сотые доли лк. Условия содержания смолтов и их поведение в аквариуме соответствовали [1]. Каждый час подсчитывали число плавающих особей.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова

Российской Академии наук, Москва

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

На втором этапе для изучения циркадных ритмов смолтов отлавливали ночью из общего аквариума и рассаживали по 13–23 особи в отдельные аквариумы, плотность посадки сохраняли. На следующий день в 19:00 свет выключали на 3 сут. Адаптация смолтов к темноте длилась первые 2 сут, в это время наблюдения за их поведением проводили 4 раза в сут. Эксперимент начинали на трети сутки темноты, в течение которых каждый час подсчитывали количество плавающих особей. Одной повторностью эксперимента считали наблюдения за одной группой смолтов в отдельном аквариуме в течение 3 сут темноты. Параллельно было выполнено 6 повторностей. Всего исследовали 109 смолтов. Длина тела смолтов составила $117,87 \pm 14,02$ мм, масса $2,03 \pm 0,81$ г.

Для статистического анализа результатов использовали критерий t Стьюдента для связанных выборок и двухфакторный дисперсионный анализ.

Первый этап. При режиме чередования С/Т 12 ч/12 ч повышение ДА смолтов начиналось после выключения света (рис. 1а). При выключении в 16:00–18:00 этот процесс протекал медленно и занимал 4–5 ч. Если свет выключали в 19:00, смолты двигались быстрее, как и было установлено нами

ранее [1]. Очевидно, что слишком раннее (16:00–18:00) в сравнении с естественной средой (~21:00, $< 0,1$ лк) снижение освещённости вступало в противоречие с циркадными ритмами смолтов, что выражалось в низкой ДА. Однако сам факт увеличения ДА указывает на влияние освещённости на этот процесс. Окончание периода повышенной ДА главным образом происходило за 1–2 ч до включения света, отдельные особи плавали дольше (рис. 1а). Суточный ритм ДА смолтов, выявленный нами ранее [1], подтверждён в настоящей работе.

Во второй половине тёмного периода, ДА смолтов начинала снижаться: некоторые из них продолжали плавать, другие уже лежали без движения на дне. Смолтов, которые плавали дольше других, мы выделили в “активную” группу (АГ), а особей, у которых рано завершался период ДА, в “пассивную” группу (ПГ).

Второй этап. Эксперимент по исследованию циркадных ритмов проходил на смолтах АГ и ПГ (рис. 1б). В темноте у особей обеих групп возрастание ДА начиналось после 19:00, т.е. после времени выключения света при содержании миног в режиме чередования С/Т 12 ч/12 ч. Снижение активности в аквариуме в темноте приходилось

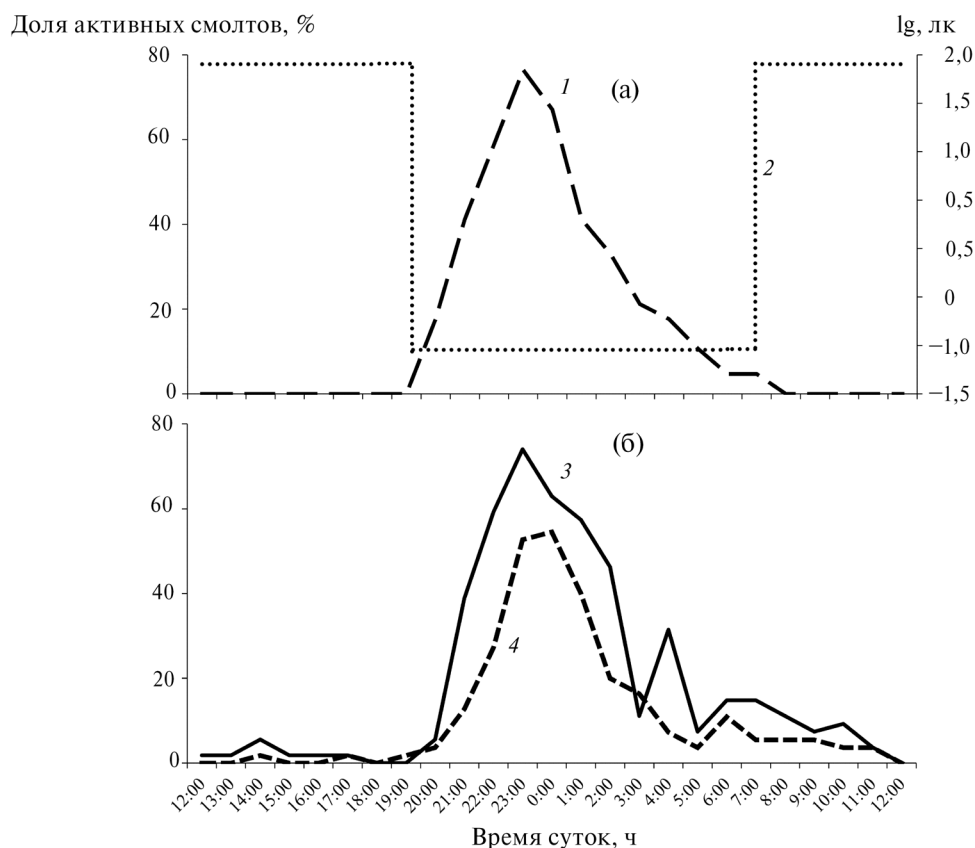


Рис. 1. Двигательная активность смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis*. а – при чередовании С/Т 12 ч/12 ч, б – в темноте. 1 – ДА смолтов в общем аквариуме, 2 – освещённость (лк), 3 – “активная” группа, 4 – “пассивная” группа.

на ~05:00, незадолго до времени включения света при режиме чередования С/Т 12 ч/12 ч. Однако в темноте, когда в дальнейшем не следовало утреннее включение света, часть особей возобновляла ДА, вероятно, в поисках убежища. Наблюдения в период адаптации (1–2 сут темноты) согласуются с этими результатами.

Дисперсионный анализ показал, что ДА смолтов в темноте зависела от времени суток. Это статистически подтверждает наличие у смолтов речной миноги циркадных ритмов. Уровень ДА смолтов также зависел от принадлежности особей к АГ или ПГ: у особей АГ показатели ДА были достоверно выше. Совместного влияния двух факторов мы не обнаружили.

Двигательная активность смолтов в ночное время в общем аквариуме (первый этап) находилась на одном уровне с ДА особей АГ, тогда как активность представителей ПГ была достоверно ниже. Ранее [1] мы обнаружили, что процесс возрастания ДА в общем аквариуме после выключения света начинается с отдельных особей, которые, сталкиваясь с другими миногами, вовлекают их в общее движение. Можно предположить, что речь идёт об особях группы АГ, которые сохраняли повышенную ДА почти всю ночь. В реке они первыми будут выходить из укрытий и последними покидать русловой поток. А смолты ПГ — особи с менее выраженными циркадными ритмами — будут первыми заканчивать мигрировать ночью. Причины разделения смолтов на две группы и их различия на физиолого-биохимическом уровне — вопрос дальнейших исследований.

В настоящем исследовании циркадные ритмы смолтов были настроены на искусственный режим чередования С/Т 12 ч/12 ч. На это указывает динамика ДА особей в темноте. В естественных условиях в апреле режим чередования С/Т составляет ~17 ч/7 ч (освещённость ниже 0,1 лк, при которой смолты мигрируют, длится ~7 ч).

Несмотря на различия в искусственном и естественном режимах чередования С/Т, циркадный ритм ДА, изученный в лаборатории, имеет черты, которые можно сравнить с особенностями миграционного поведения смолтов в реке. Для увеличения ДА падение освещённости является необходимым условием. В естественных и лабораторных условиях ДА смолтов увеличивается при снижении освещения до уровня, соответствующего ночному (< 0,1 лк) [1, 2]. В темноте ДА начинает расти только после времени выключения света при содержании в режиме чередования С/Т 12 ч/12 ч.

Снижаться ДА начинает, напротив, независимо от изменения освещённости. И при режиме

чередования С/Т 12 ч/12 ч в темноте активность прекращается в среднем за 2 ч до времени включения света (для условий темноты речь идёт о включении света при предварительном содержании). В данном случае изменение уровня ДА произошло под действием внутренних причин — циркадных ритмов особей. Ранее [1] мы отмечали, что в естественных условиях это позволяет смолтам покидать русловой поток до того, как в утренние сумерки активизируются хищники.

Характерно, что окончание ската в реке и снижение ДА смолтов в условиях искусственной темноты происходило почти в одно время — около 04:00 и 05:00 соответственно. Трёхнедельное содержание смолтов при искусственном режиме чередования С/Т мало изменило циркадный ритм ДА в той его части, которая ответственна за покидание руслового потока особями до утренних сумерек. Учитывая, что покатная миграция продолжительна (отмечена с марта по май [2]), устойчивость циркадного ритма указывает на его важность для регулирования миграционного поведения смолтов.

Таким образом, в настоящей работе доказано наличие циркадных ритмов ДА. Выделены две группы смолтов, различающиеся по уровню ДА. Показано, что для представителей обеих групп первостепенную роль для начала миграции играет изменение освещённости, а для её завершения — циркадный ритм смолтов.

Авторы благодарят В.В. Костина за помощь на всех этапах выполнения работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 14–14–01171–П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Звездин А.О., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В., Павлов Д.С. // Биология внутренних вод. 2018. № 4. С. 75–82.
2. Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В., Цимбалов И.А., Кучерявый А.В. // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 3. С. 276–282.
3. Kleerekoper H., Taylor G., Wilton R. // Trans. Amer. Fish. Soc. 1961. V. 90. № 1. P. 73–78.
4. Menaker M., Moreira L.F., Nosini G. // Brazilian J. Med. Biol. Res. 1997. V. 30. № 3. P. 305–313.
5. Morita Y., Tabata M., Uchida K., Samejima M. // J. Comp. Physiol. 1992. V. 171. № 5. P. 555–562.
6. Pozo (del) A., Sanches-Feres J.A., Sanches-Varques F.J. // Chronobiol. Int. 2011. V. 28. № 1. P. 39–47.
7. Reeb S.G. // Rev. Fish. Biol. Fisheries. 2002. V. 12. P. 349–371.
8. Reinberg A., Smolensky M.H. In: Biological Rhythms and Medicine. Topics in Environmental Physiology and Medicine. N.Y.: Springer, 1983. P. 23–46.

CIRCADIAN RHYTHMS AND LOCOMOTOR ACTIVITY OF SMOLTS OF THE EUROPEAN RIVER LAMPREY *LAMPETRA FLUVIATILIS* (L.)

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

Received September 10, 2018

Locomotor activity was investigated in smolts of the European river lamprey at alternation of light and darkness (12/12 h) and in the dark. Two groups of smolts were discerned differing in the level of locomotor activity. The presence of the circadian rhythm in smolts has been revealed, and its role in downstream migration has been shown. The locomotor activity leading smolts to channel flow increases with decreasing illumination at evening twilight. The period of high nocturnal activity is completed a short time before morning twilight, under the action of the individual circadian rhythm. This decreases the probability of impact of predators on migrating smolts.

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