

УДК 597.2-152.4

НЕОБЫЧНОЕ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ АНАДРОМНЫХ И ЖИЛЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК РЕЧНОЙ МИНОГИ

Lampetra fluviatilis (Petromyzontidae)

© 2020 г. А. К. Смирнов^{а, *}, В. К. Голованов^а, А. О. Звездин^б,
И. Л. Голованова^а, А. В. Кучерявый^б

^аИнститут биологии внутренних вод Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: smirnov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 05.11.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

Представлены результаты изучения теплоустойчивости и терморегуляционного поведения личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.). Значения верхней летальной температуры, зарегистрированные при скорости нагрева воды $\sim 8^\circ\text{C}/\text{ч}^{-1}$ и температуре акклимации 18°C , у особей – потомков производителей анадромной и резидентной жизненных форм не различались – 34.3 и 34.5°C соответственно ($p > 0.05$). Также не выявлены достоверные различия в температурах, избираемых личинками из популяций, где реализуются разные типы жизненных стратегий. Исследованные особи не продемонстрировали отчетливо выраженного термопреферендума, рассредоточиваясь по всему предоставленному им термоградиентному полю. Средние значения избираемой температуры в каждые из трех суток эксперимента были 18.3 , 19.3 и 19.8°C .

Ключевые слова: жизненная стратегия, *Lampetra fluviatilis*, пескоройка, личинка, верхняя летальная температура, избираемая температура

DOI: 10.31857/S0320965220060157

ВВЕДЕНИЕ

В последнее десятилетие вновь наблюдается увеличение научного интереса к особенностям экологии и поведения представителей отряда миногообразных (Petromyzontiformes) (Kirillova et al., 2011, 2016; Bjornsson et al., 2012; Moser et al., 2014; Goodman et al., 2015; Кучерявый и др., 2017; Павлов и др., 2017; Zvezdin et al., 2017; Baer et al., 2018). Однако и на сегодняшний день, некоторые аспекты их жизнедеятельности остаются до конца невыясненными. Так, термоадаптационные возможности миног относительно слабо освещены в литературе (Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994; Голованов и др., 2019). По температурной устойчивости личинок миног опубликовано лишь несколько работ (Potter, Beamish, 1975; Macey, Potter, 1978). Более подробно исследовано терморегуляционное поведение морской миноги *Petromyzon marinus* L., 1758 на разных этапах онтогенеза (McCauley et al., 1977; Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994), а также выявлен температурный оптимум для развития ее икры (McCauley,

1963). В то же время сведения по температурным характеристикам широко распространенного на европейской части России вида – речной миноги *Lampetra fluviatilis* – единичны (Голованов и др., 2019).

Как и другие представители семейства Petromyzontidae, речная минога характеризуется длительным периодом личиночного развития (до 4–6 лет), в течение которого пескоройки (личинки) живут в илистом грунте рек и небольших водотоков. По завершении личиночной стадии развития особи претерпевают метаморфоз. В некоторых популяциях в ходе покатной миграции они попадают в крупные нагульные водоемы (моря и озера), образуя миног анадромной формы, в других – остаются в реках, где созревают и превращаются в резидентных производителей (Кучерявый и др., 2017). Про особенности поведения личинок анадромных и жилых миног, в том числе термоадаптационные, почти ничего не известно. Поэтому интересно провести сравнительное исследование термоустойчивости и термопреферендума личинок миноги из рек, где формируется анадромный или резидентный типы жизненных стратегий.

Сокращения: ВЛТ – верхняя летальная температура.

Речная минога – вид, который в последние десятилетия резко снизил численность вследствие антропогенного воздействия (зарегулированный речной сток, промышленные и бытовые стоки) в ряде европейских государств. Глобальное потепление и тепловое загрязнение рек также могут рассматриваться как факторы, потенциально опасные для популяций гидробионтов (Голованов, 2013). Трансформация условий местообитаний, приводящая к увеличению температуры, оказывает негативное воздействие в первую очередь на жизнедеятельность относительно холодолюбивых видов, к которым относятся и миноги. В связи с этим определение температурных характеристик миног представляется весьма актуальным не только в теоретическом, но и в прикладном аспектах.

Цель работы – изучить терморегуляционное поведение личинок из рек, в которых реализуются анадромный или резидентный типы жизненных стратегий речной миноги *Lampetra fluviatilis*, а также определить верхнюю температурную границу их жизнедеятельности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в летний период 2017 г. на личинках речной миноги с длиной тела (*TL*) 99.5 ± 4.8 и 89.7 ± 2.4 мм и массой (*W*) 1.6 ± 0.2 и 1.0 ± 0.1 г, что соответствует возрасту 3–5+ для миног из рек Ленинградской обл. Первую (R) группу личинок миноги отловили 10 июня в р. Каменка, притоке первого порядка р. Луга, впадающей в Финский залив Балтийского моря, (Лужский р-н Ленинградской обл., 177 км от залива, $58^{\circ}52'46.28''$ с.ш., $29^{\circ}49'12.32''$ в.д.). В этой реке за время наблюдений (2015–2019 гг.) отмечены только резидентные производители. Вторую (A) группу личинок выловили 12 июня в р. Черная (Выборгский р-н Ленинградской обл., 5.9 км от Финского залива, $60^{\circ}13'15.74''$ с.ш., $29^{\circ}30'56.26''$ в.д.). В этой реке зарегистрированы только анадромные производители.

Температура воды в р. Каменка была 14°C , в р. Черная – 16.5°C . В период отлова пескороек содержали в реке в проточных садках. Затем их транспортировали в Институт биологии внутренних вод (пос. Борок, Ярославская обл.) в пластиковых баках (35 и 55 л) при непрерывной аэрации воды. Там личинок содержали в аквариумах объемом 100 и 160 л при температуре воды 18°C в условиях постоянного фотопериода 12 : 12 ч (свет с 7 до 19 ч). Перед экспериментом пескороек акклиматизировали к лабораторным условиям в течение 8 сут. В период акклиматизации и во время экспериментов пескороек не кормили.

Терморегуляционное поведение личинок миноги исследовали в двухканальной горизонталь-

ной термоградиентной установке, представляющей собой два лотка из прозрачного стекла размерами $420 \times 37 \times 17$ см (Голованов и др., 2019). Лотки были разделены на 11 одинаковых отсеков с помощью неполных перегородок (проходы между отсеками расположены вдоль стенок лотка, ширина прохода 4 см), что обеспечивало беспрепятственное проникновение личинок из одного отсека в другой. Каждый из отсеков был оборудован двумя распылителями, аэрирующими и перемешивающими воду, что препятствовало возникновению вертикальной температурной стратификации. Содержание растворенного в воде кислорода в зависимости от температуры в отсеках было $\sim 7\text{--}9$ мг/л. Горизонтальный градиент температуры от 10 до 25°C создавали посредством нагрева и охлаждения воды на противоположных концах лотков. Такие значения были выбраны исходя из имеющихся данных по избираемому температурам ($13\text{--}21^{\circ}\text{C}$) исследуемого и других видов миног на разных этапах онтогенеза (McCauley et al., 1977; Lemons, Crawshaw, 1978; Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994; Голованов и др., 2019). Пескороек по 13 особей помещали в отсек с температурой, равной температуре акклиматизации. Распределение личинок регистрировали визуально 9 раз (13 в первые сутки опыта) в дневное время (освещенность 30–70 лк) и 3 раза в вечернее время (21–22 ч, освещенность 0.1 лк). Для каждого отсека отмечали количество особей и температуру воды на момент наблюдения (в темное время суток использовали кратковременную подсветку электрическим фонарем). На основании полученных данных рассчитывали средние значения избираемой личинками температуры в течение суток. Проведено два опыта продолжительностью 3 сут.

ВЛТ личинок определяли, используя постепенный нагрев воды (Becker, Genoway, 1979; Veitinger et al., 2000). Пескороек группами по 7 экз. помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Замеры содержания растворенного в воде кислорода не выявили существенных изменений этого показателя в течение эксперимента: 8.2 мг/л на начало опытов (18°C) и 7.1 мг/л при его завершении (35°C). Температуру воды увеличивали равномерно – на $\sim 8^{\circ}\text{C}/\text{ч}$. Подобная скорость нагрева может наблюдаться при аварийных сбросах подогретых вод тепловых и атомных электростанций (Голованов, 2013; Veitinger, 2000). Опыты продолжали до гибели последней особи из группы, определяемой по отсутствию у нее какой-либо подвижности и реакции на прикосновение. Время смерти и значение ВЛТ фиксировали отдельно для каждой особи. Продолжительность опытов была ~ 2 ч. Эксперименты выполняли в дневное время при естественном уровне освещенности. Всего исследовано 56 личинок миноги (по 28 экз. в R и A группах) в 8 опытах.

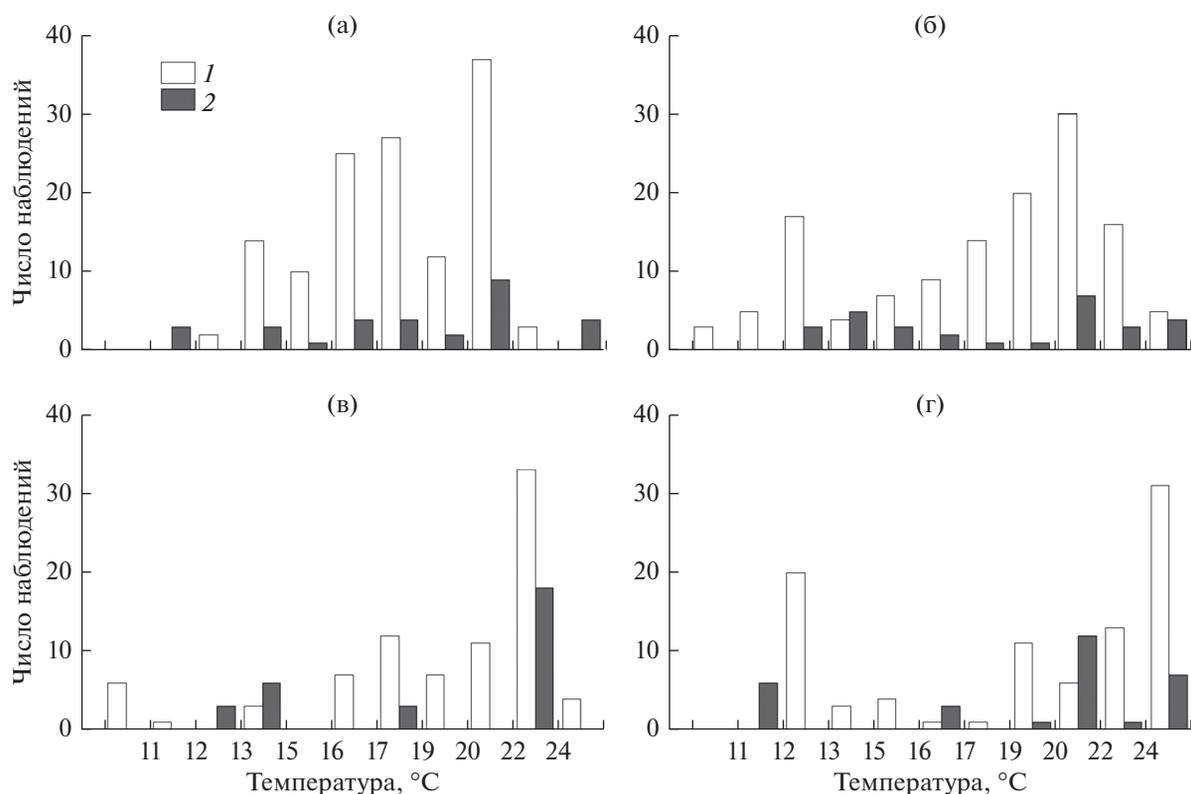


Рис. 1. Распределение личинок *Lampetra fluviatilis*, потомков производителей жилой (R) и анадромной (A) форм в термоградиентном поле в светлое (1) и темное (2) время суток: а – в течение первых суток опыта для R, б – тоже для A, в – в течение третьих суток опыта для R, г – то же, для A: а, в – жилая форма, б, г – анадромная.

Результаты эксперимента представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Влияние продолжительности опытов, места происхождения личинок (A и R), а также уровня освещенности на значения температуры, избираемой личинками миноги, оценивали с помощью дисперсионного анализа Фишера (MANOVA). Достоверность различий между значениями ВЛТ миног A и R групп оценивали по непараметрическому критерию Манна–Уитни при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В поведении помещенных в термоградиентное поле личинок миноги отсутствовала четко выраженная реакция термопреферендума, характерная для большинства видов рыб (Голованов, 2013) и других животных (Слоним, 1986). Пескоройки плавали мало, но, несмотря на это, они постепенно распределились из отсека температуры акклимации по большинству отсеков термоградиентной установки (рис. 1). В первые сутки опытов среднее значение избираемой температуры не отличалось от акклимационного – 18.4 ± 0.3 и $18.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$, соответственно для A и R групп. По истечении трех суток оно несколько увеличилось и достигало 19.9 ± 0.5 и $19.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ соответственно. В целом,

терморегуляционное поведение личинок миноги в опытах характеризовалась отсутствием четкого выбора ими какой-либо определенной температурной зоны. В течение всего эксперимента число наблюдений особей было высоким как в отсеках с температурой ниже акклимационного значения (18°C), так и выше него (рис. 1). К окончанию трех суток опыта характер распределения личинок в температурно-неоднородном поле несколько изменился. Максимум наблюдений особей группы R приходился на самые теплые отсеки установки с температурой $22\text{--}24^\circ\text{C}$, в то время как пескороек группы A чаще отмечали ближе к обоим краям рабочей камеры (~ 12 и $>24^\circ\text{C}$). При низкой освещенности существенных изменений в терморегуляционном поведении пескороек не обнаружено (рис. 1). Выполненный дисперсионный анализ выявил зависимость температуры, избираемой личинками миноги, от длительности их нахождения в экспериментальной термоградиентной установке, но не от уровня освещенности, а также принадлежности к A или R группе (табл. 1).

Поведение личинок миноги в эксперименте по определению верхних температурных границ жизнедеятельности выглядело относительно однообразно и укладывалось в приводимую ниже

Таблица 1. Влияние некоторых факторов на значения температуры, предпочитаемой личинками речной миноги *Lampetra fluviatilis* (ИТ) из рек с анадромным (А) и резидентным (R) стадом

Фактор	ИТ, °C ($M \pm m$)	F	p
Период опыта, сут:			
1	18.3 ± 0.2	6.13	0.002*
2	19.3 ± 0.3		
3	19.8 ± 0.3		
Группа:			
A	19.0 ± 0.2	0.13	0.716
R	19.1 ± 0.2		
Уровень освещения:			
свет	19.0 ± 0.2	0.12	0.734
темнота	19.1 ± 0.3		

* Влияние фактора статистически значимо.

схему. В начале опытов пескоройки лежали на дне аквариума, время от времени совершая перемещения в нижнем слое воды. При достижении температуры ~25–26°C подвижность личинок значительно возрастала, при ~29–30°C особи часто поднимались и быстро перемещались в верхнем слое воды. По достижении температуры 31–32°C такие всплытия завершались пассивным падением личинок на дно аквариума. С этого времени и до момента гибели они чаще неподвижно лежали на дне, иногда резко изгибая тело (судороги). Значения ВЛТ для особей из А и R групп достоверно не различались ($U = 69.0$, $Z = -1.3$, $p > 0.05$) и были 34.3 ± 0.1 и 34.5 ± 0.1 °C соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Разнообразие двигательных реакций (поведение) играет важную роль в приспособлении разных групп животных к изменениям температурных условий окружающей среды (Слоним, 1971). Ориентация и перемещение в температурно-неоднородном пространстве – один из важнейших врожденных навыков многих эктотермных животных, помогающий поддерживать в организме относительно стабильный (оптимальный) уровень обменных процессов. Исследования показывают, что молодь рыб, принадлежащих к разным экологическим группам, и в лабораторных условиях, и в естественной среде, как правило, скапливается в зонах с относительно высокой температурой воды независимо от сезона года (Голованов, 2013). Такое поведение способствует ее быстрейшему росту. Случаи выбора молодью рыб условий, которые бы замедляли метаболические процессы, довольно редки и связаны, например, с отсутствием или ограниченным количеством пищи в окружающей среде (Голованов,

2013; Смирнов, Смирнова, 2019; Zdanovich, 2006). Из-за сложного жизненного цикла и специфики поведения миног, изучение их терморегуляционного поведения не так часто попадало в фокус научных интересов исследователей. Тем не менее, способность миног выбирать оптимальные по температуре условия на разных этапах онтогенетического развития отмечалась ранее (McCaughey et al., 1977; Lemons, Crawshaw, 1978; Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994).

Эксперименты, выполненные нами на личинках речной миноги, не выявили у них отчетливо выраженной реакции термопреферендума – “направленного поиска температурных условий среды, обеспечивающих комфорт для данного вида и данного физиологического состояния” (Слоним, 1986, с. 23). В течение опыта пескороек часто регистрировали в большинстве отсеков экспериментальной термоградиентной установки в диапазоне ~10–25°C (рис. 1). К концу эксперимента (3 сут) наметилась тенденция, особенно выраженная у группы А, к скапливанию личинок в краевых отсеках, расположенных в зонах низкой и высокой температур (рис. 1). Ранее сходным образом реагировали на обычный линейный температурный градиент личинки морской миноги, что побудило некоторых исследователей проводить эксперименты в установках другого типа (shuttle-box) (Reynolds, Casterlin, 1978). Такая поведенческая реакция в значительной мере отличается от терморегуляционного поведения многих видов рыб при нахождении их в температурно-неоднородной среде (Голованов, 2013). Как правило, молодь рыб при помещении ее в термоградиентную установку чаще регистрируют в ограниченном количестве отсеков со значениями температуры, близкими к видовому оптимуму, и при наличии достаточного количества пищи она значительно реже посещает остальные (Zdanovich, 2006; Смирнов, Смирнова, 2019).

Ранее Холмс и Лин (Holmes, Lin, 1994) предположили недостаточное развитие у личинок морской миноги способности к ориентации в линейных термоградиентных полях. Авторы связали это с низкой двигательной активностью пескороек, они также не исключили существования неких элементов внутригруппового взаимодействия, влияющих на результаты опытов. Возможно, отсутствие отчетливо выраженной реакции выбора температуры у этой возрастной группы обусловлено иными, неучтенными исследователями факторами. Поскольку личинки миноги большую часть жизни проводят, зарывшись в грунт, можно допустить, что отсутствие последнего в экспериментальных установках вызывает доминирование в поведении реакций, направленных на поиск привычного для них укрытия. В работе Поттера и Бимиша (Potter, Beamish, 1975) упоминалось о дополнительном стрессе, возникающем у пескороек при отсутствии в экс-

периментальных установках грунта, что обуславливало их скорейшую гибель от перегрева в сравнении с зарывшимися особями. На затруднения в определении температурного оптимума вследствие тигмотактических реакций в среде, лишенной грунта, указывалось и в работе, выполненной на личинках морской миноги (Reynolds, Casterlin, 1978).

Вместе с тем, в литературе представлена информация об экспериментах, как правило, продолжительностью менее суток, в которых миноги выбирали определенные температурные условия. Хорошо изучена в этом отношении морская минога. При исследовании терморегуляционного поведения этого вида в установках различного типа показано, что взрослые особи предпочитают температуру 14.3°C (McCauley et al., 1977), в то время как личинки – от 13.6°C (Reynolds, Casterlin, 1978) до 20.8°C (Holmes, Lin, 1994). В опытах с личинками различия в значениях предпочитаемой температуры могут быть связаны с особенностями методических подходов, а также географической удаленностью популяций морской миноги, особи которых использовались в работах (Holmes, Lin, 1994). Взрослые экземпляры другого, широко распространенного в Тихоокеанском регионе вида – трехзубой миноги *Entosphenus tridentatus* (Richardson, 1836), выбирали в эксперименте близкие значения температуры ~16–17°C (Lemons, Crawshaw, 1978). Таким образом, средние значения избираемой температуры для личинок речной миноги за первые–третьи сутки эксперимента (18.3–19.8°C) вполне согласуются с общим для семейства уровнем предпочитаемых температур, фактически совпадая с таковым для пескороек морской миноги (Holmes, Lin, 1994).

Для личинок миног характерен отрицательный фотопреферендум (Young, 1935; Harden Jones, 1955; Звездин и др., 2016), что определяет их стремление уплыть с интенсивно освещенных участков в притененные. Учитывая этот факт, некоторые авторы проводили эксперименты почти в полной темноте (слабая лампа красного света), лишь краткосрочно включая мощное освещение для стимуляции двигательной активности пескороек (Holmes, Lin, 1994). В настоящей работе наблюдения, выполненные в светлое и темное время суток, не выявили каких-либо значимых различий в терморегуляционном поведении личинок речной миноги (рис. 1, табл. 1).

Значения летальной температуры определяют границы жизнедеятельности организма на температурной шкале, при выходе за которые наступают его быстрая гибель. Для многих видов водных животных, обитателей высших и умеренных широт, верхние границы жизнедеятельности имеют более актуальное значение по сравнению с нижними (Голованов, 2013). Это определяется совокупностью как физических свойств воды – наи-

большая плотность при 4°C, так и значительной холодоустойчивостью большинства этих видов, приближающейся к 0°C.

По сравнению с избираемыми температурами, ВЛТ миног изучены несколько шире. Поттер и Бимиш (Potter, Beamish, 1975), исследовав личинки миног четырех видов, адаптированных к 15°C, приводят следующие значения пороговой летальной температуры: северная ручьевая *Ichthyomyzon fossor* Reighard & Cummins, 1916 – 30.5°C, морская – 30.0°C, американская ручьевая *Lethenteron appendix* (DeKay, 1842) – 29.5°C и ручьевая (принимаемая нами за резидентную форму речной миноги) – 28.5°C. В качестве окончательной пороговой летальной температуры для пескороек морской миноги указывается значение 31.4°C, ручьевой (резидентной формы речной миноги) – 29.4°C (Potter, Beamish, 1975) и австралийской *Geotria australis* Gray, 1851 – 28.3°C (Macey, Potter, 1978). Несмотря на различия в методическом подходе, а вышеприведенные значения получены путем резкого переноса особей из акклимационных условий в емкости с высокой температурой (Fry, 1971), значения ВЛТ личинок речной миноги, определенные в наших опытах при постепенном нагреве воды, оказались относительно близкими – 34.3–34.5°C. Примечательно, что при сублетальных значениях температуры, личинки разных видов миног в подавляющем большинстве случаев покидали грунт (Potter, Beamish, 1975), а в нашем эксперименте начинали энергично перемещаться по аквариуму. Это указывает на возможное наличие у них поведенческих реакций, направленных на активное избегание некомфортных по температуре условий.

Статистически значимые различия в терморегуляционном поведении, а также в значениях ВЛТ у пескороек А и R групп речной миноги не обнаружены. С точки зрения экологии вида это можно объяснить схожестью абиотических условий местообитаний личинок из внутривидовых форм с разным типом жизненных стратегий. Из двух исследованных рек р. Черная расположена на ~150 км севернее р. Каменка, что не может быть причиной существенных различий в климате и, соответственно, в температурном режиме рек. Возможно, у других видов миног существуют некоторые климатические различия в температурных характеристиках отдельных популяций, на что ранее указывали некоторые авторы (Holmes, Lin, 1994). Между тем, несмотря на отсутствие достоверных различий в средних значениях избираемой температуры у личинок А- и R-группы, характер их распределения по отсекам установки несколько различался (рис. 1). К окончанию опыта наметилась определенная тенденция к большему тяготению пескороек жилой формы к “теплым” отсекам установки. Однако, чтобы дать однозначный от-

вет о неслучайности такого различия необходимы дальнейшие исследования.

Сравнение температурных характеристик личинок речной миноги с исследованными ранее смолтами этого вида (Голованов и др., 2019) выявило некоторые различия. Терморегуляционное поведение смолтов было более выражено, а диапазон предпочитаемой температуры достигал $\sim 15\text{--}16^\circ\text{C}$. Это несколько ниже такового для личинок групп А и R. Значения критического термического максимума и ВЛТ смолтов, полученные при сходной скорости нагрева воды ($9^\circ\text{C}/\text{ч}$), также были ниже $- 29.0$ и 31°C соответственно. Однако, исходя из имеющихся данных, сделать однозначный вывод о существовании онтогенетических изменений в термоадаптационных способностях речной миноги представляется затруднительным. Хотя большая термофильность и теплоустойчивость молоди по сравнению со старшими возрастными группами присуща многим видам рыб (Голованов, 2013), в данном случае различия в значительной степени обусловлены, по-видимому, разной температурой акклимации (9°C для смолтов и 18°C для личинок). Кроме того, отмечено (Reynolds, Casterlin, 1978), что для морской миноги характерно полное отсутствие или слабая выраженность изменений в температурных предпочтениях разновозрастных особей.

Температура среды напрямую определяет темп роста и сроки созревания большинства эктотермных организмов. У малоподвижных видов поведенческие ответы на воздействие факторов внешней среды выражены слабее, однако хорошо развитая система физиолого-биохимических адаптивных механизмов позволяет им сохранять приемлемый уровень активности в широком температурном диапазоне. Эктотермные организмы, способные к активному перемещению, чаще используют элементы регуляции, поддерживая с помощью поведения скорость обменных процессов на относительно высоком и стабильном уровне. По-видимому, слабая выраженность реакции термопреферендума, наблюдаемая в экспериментах с личинками миног, обусловлена их относительно малой подвижностью в естественных условиях обитания. В таком случае можно было бы предположить у них хорошо развитую способность к физиолого-биохимическим адаптациям. Косвенно это подтверждается отмеченной ранее у личинок миног слабой зависимостью летальных значений температуры от акклимационных (Masey, Potter, 1978). Также следует указать, что среда обитания пескороек (грунт на дне рек) более стабильна, соответственно в процессе жизнедеятельности они сталкиваются с меньшей амплитудой суточных и сезонных колебаний температуры по сравнению с организмами, населяющими водную толщу.

Возможно, личинки миног способны менять собственную жизненную стратегию под действием температуры в местах обитания. Работы, по изучению внутривидового многообразия тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* (Tilseus, 1811) на р. Утхолок показали, что у личинок, развивавшихся в притоке с более низкой температурой, начинался метаморфоз при большей длине тела и с более высокими показателями индекса масса–длина тела, чем у личинок, развивавшихся в более теплом притоке (Кучерявый, 2008).

Между миногами и лососевыми (Salmonidae) часто проводятся экологические параллели (Берг, 1935; Гриценко, 1968; Савваитова и др., 2007; Björnsson et al., 2012; Kirillova et al., 2016; Кучерявый и др., 2017). Обе группы характеризуются наличием анадромной и резидентной стратегий развития, с кардинальной сменой местообитаний, значительной морфофизиологической перестройкой организма и изменением типа питания (Кучерявый и др., 2017). Изученные в настоящей работе характеристики личинок речной миноги, а также данные литературы по другим видам миног, полученные на разных этапах онтогенеза, позволяют считать аналогию между миногами и лососевыми справедливой и по их отношению к температуре среды. Температурный оптимум роста для большинства лососевых видов рыб приходится на интервал от 13 до 19°C , а верхняя граница термоустойчивости ограничена $27\text{--}30^\circ\text{C}$ (Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013), что близко к термоадаптационным характеристикам миног.

Выводы. Личинки речной миноги в условиях трехсуточного опыта не продемонстрировали выраженной реакции термопреферендума, они распределялись по всему предоставленному горизонтальному градиенту температуры. Вероятно, это обусловлено малой подвижностью пескороек и отсутствием в экспериментальной установке грунта, являющегося важным фактором среды обитания для данной возрастной группы. Значения ВЛТ личинок речной миноги достигали $34.3\text{--}34.5^\circ\text{C}$, что несколько выше таковых для смолтов этого и пескороек других исследованных видов миног. По-видимому, это обусловлено методологическими различиями при определении их теплоустойчивости. Выраженные различия в терморегуляционном поведении и теплоустойчивости анадромных и жилых форм личинок речной миноги отсутствуют.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.С. Некрутову за участие в проведении экспериментов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-18012690102-9 (экспериментальная работа) и при поддержке Российского научного фонда (проект № 19–14–00015, анализ результатов исследования и написание статьи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1935. Экологические параллели между миногами и лососевыми // Докл. АН СССР. Т. 3. Вып. 2. С. 91.
- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС.
- Голованов В.К., Некрутов Н.С., Звездин А.О. и др. 2019. Термоадаптационные характеристики смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 1.
- Гриценко О.Ф. 1968. К вопросу об экологическом параллелизме между миногами и лососями // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. Т. 65. С. 157.
- Звездин А.О., Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Кучерявый А.В. 2016. Фотопреферендум мигрирующих и немигрирующих личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 126. <https://doi.org/10.7868/S0042875216010215>
- Кучерявый А.В. 2008. Внутривидовая структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и ее формирование в реках Западной Камчатки (на примере р. Утхолок): Дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ.
- Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Назаров Д.Ю., Павлов Д.С. 2017. Биологическая характеристика смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в бассейне реки Черная (Финский залив, Балтийское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 201. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020138>
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. и др. 2017. Временная характеристика покатной миграции смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реке Черной // Известия РАН. Серия биол. № 3. С. 276. <https://doi.org/10.7868/S000232917030067>
- Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузицин К.В. и др. 2007. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 296.
- Слоним А.Д. 1971. Экологическая физиология животных. Москва: Высш. шк.
- Слоним А.Д. 1986. Эволюция терморегуляции. Ленинград: Наука.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2019. Поведение молоди окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) в гетеротермальной среде при разной обеспеченности пищей // Зоол. журн. Т. 98. № 2. С. 182–192. <https://doi.org/10.1134/S0044513419020168>
- Baer J., Hartmann F., Brinker A. 2018. Abiotic triggers for sea and river lamprey spawning migration and juvenile outmigration in the River Rhine, Germany // Ecol. Freshwater Fish. V. 27. № 4. P. 988. <https://doi.org/10.1111/eff.12409>
- Becker C.D., Genoway R.G. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. V. 4. № 3. P. 245. <https://doi.org/10.1007/BF00005481>
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. V. 58. № 3. P. 237. <https://doi.org/10.1023/A:100767632>
- Björnsson B.J., Einarsdóttir I.E., Power D. 2012. Is salmon smoltification an example of vertebrate metamorphosis? Lessons learnt from work on flatfish larval development // Aquaculture. V. 362–363. P. 264. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.03.002>
- Fry F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish Physiol. V. 6. P. 1. New York: Acad. Press. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60146-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60146-6)
- Goodman D.H., Reid S.B., Som N.A., Poytress W.R. 2015. The punctuated seaward migration of pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*): environmental cues and implications for streamflow management // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 72. № 12. P. 1817. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0063>
- Harden Jones F.R. 1955. Photo-kinesis in the ammocoete larva of the brook lamprey // J. Exp. Biol. V. 32. P. 492.
- Holmes J.A., Lin P. 1994. Thermal Niche of Larval Sea Lamprey, *Petromyzon marinus* // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 51. № 2. P. 253. <https://doi.org/10.1139/f94-026>
- 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. P. 1117. <https://doi.org/10.1134/S0032945211110051>
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2016. Common behavioral adaptations in lamprey and salmonids // Jawless Fishes of the World: V. 2. Ch. 23. Cambridge Scholars Publishing. P. 196.
- Lemons D.E., Crawshaw L.I. 1978. Temperature regulation in the pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) // Fed. Proc. V. 37. P. 929. <https://doi.org/10.1007/BF00018745>
- Macey D.J., Potter I.C. 1978. Lethal temperatures of ammocoetes of the Southern Hemisphere lamprey, *Geotria australis* // Environ Biol. Fish. V. 3. № 2. P. 241. <https://doi.org/10.1007/BF00691950>
- McCauley R.W. 1963. Lethal Temperatures of the Developmental Stages of the Sea Lamprey, *Petromyzon marinus* L. // J. Fisheries Res. Board of Canada. V. 20. № 2. P. 483. <https://doi.org/10.1139/f63-036>
- McCauley R.W., Reynolds W.W., Huggins N.H. 1977. Photokinesis and behavioral thermoregulation in adult sea lampreys (*Petromyzon marinus*) // J. Exp. Zool. V. 202. № 3. P. 431. <https://doi.org/10.1002/jez.1402020313>
- 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. Fisheries. V. 25. № 1. P. 103.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9372-8>
- Potter I.C., Beamish F.W.H. 1975. Lethal temperatures in ammocoetes of four species of lampreys // Acta Zool. V. 56. № 1. P. 85.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1975.tb00084.x>
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. 1978. Behavioral thermoregulation by ammocoete larvae of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in electronic shuttlebox // Hydrobiologia. V. 61. № 2. P. 145.
<https://doi.org/10.1007/BF00018745>
- Young J.Z. 1935. The photoreceptors of lampreys. 1. Light sensitive fibres in the lateral line nerves // J. Exp. Biol. V. 12. P. 229.
- Zdanovich V.V. 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. V. 46. № S2. P. S188.
<https://doi.org/10.1134/S0032945206110087>
- Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kucheryavyy A.V., Tsimbalov I.A. 2017. Experimental study of the European river lamprey, *Lampetra fluviatilis* (L.), migratory behavior in the period of initial dispersion of juveniles // Inl. Water Biol. V. 10. № 2. P. 209–218.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917020183>

Unusual Thermoregulatory Behaviour of Anadromous and Residential Forms of the Larvae of the River Lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae)

A. K. Smirnov^{1,*}, V. K. Golovanov¹, A. O. Zvezdin², I. L. Golovanova¹, and A. V. Kucheryavyy²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: smirnov@ibiw.ru

The thermal tolerance and thermoregulatory behavior of the river lamprey larvae *Lampetra fluviatilis* are presented. The upper lethal temperatures recorded at water heating rate $\sim 8^{\circ}\text{C}/\text{h}^{-1}$ and acclimation temperature 18°C did not differ in individuals which descendants of producers of anadromous and resident life forms – 34.3 and 34.5°C , respectively ($p > 0.05$). There are also no significant differences in the temperatures chosen by larvae from populations where different types of life strategies are implemented. The studied individuals did not show a distinct thermopreferendum reaction, and were spreading out over the entire thermogradient field provided to them. The average values of the selected temperature in each of the three days of the experiment were 18.3 , 19.3 and 19.8°C .

Keywords: life strategies, river lamprey *Lampetra fluviatilis*, ammocoetes, larvae, thermoregulatory behavior, upper lethal temperature, selected temperature