

УДК 597.213.591.491

ПОЛИМОРФИЗМ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ЖИЛОЙ ФОРМЫ РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE)

© 2016 г. А. В. Кучерявый*, И. А. Цимбалов, В. В. Костин,
Д. Ю. Назаров, А. О. Звездин, Д. С. Павлов

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

*E-mail: scolopendra@bk.ru

Поступила в редакцию 11.04.2016 г.

Приведены сведения о полиморфизме (пластические и меристические признаки) производителей жилой непаразитической формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* из р. Серебристая. Новые данные уточняют диагноз вида в целом и позволяют сформулировать гипотезу о наличии нескольких фенотипических группировок: карликовые, мелкие и обычные. Результаты анализа пластических признаков, а также числа миомеров показали, что значения этих признаков достоверно зависят от принадлежности особей к той или иной выделенной группе миног. Обсуждаются некоторые вопросы биологии вида: нерест, взаимодействие между жилыми непаразитическими, озёрными и проходными паразитическими миногами.

Ключевые слова: речная минога *Lampetra fluviatilis*, систематика, карликовая форма, мелкая форма

DOI: 10.7868/S0042875216050076

Жилая форма речной миноги *Lampetra fluviatilis* (традиционно называемая ручьевой миногой *L. planeri*)¹ широко распространена в водах Европы: встречается в бассейнах морей Атлантического океана, включая западное Средиземноморье, от западного побережья Ирландии до Португалии на западе и до бассейна Балтийского моря на востоке (Kottelat, Freyhof, 2007). Пресноводные популяции *L. fluviatilis*, на наш взгляд, связаны в пространстве и времени заходящими на нерест в реки производителями анадромной формы, для которой, очевидно, как и для других анадромных миног, не характерен хоминг (Bergstedt, Seelye, 1995; Spice et al., 2012). В то же время личинки и производители жилой формы обеспечивают связь между отдельными, на первый взгляд изолированными, группировками внутри речных систем. За время личиночного развития пескоройки совершают как покатные миграции (Kirillova et al., 2011; Павлов и др., 2014), так и миграции вверх по течению, расселяясь между участками речной системы. Это важно для сохранения внутривидовых связей в сложных речных и озёрно-речных

системах, а также в условиях зарегулированного (плотинами) стока рек.

Первое детальное описание жилой формы речной миноги (была отнесена к виду ручьевая минога *L. planeri*) в водоёмах России дано Бергом (1948).

Цель данной работы – расширить представления о морфологических признаках жилой формы речной миноги, уточнить диагноз вида в целом и провести сравнительный анализ признаков жилых миног рода *Lampetra*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в р. Серебристая, которая протекает по Выборгскому району Ленинградской области и входит в состав обширной озёрно-речной системы, сформированной реками Гладышевка, Рошинка, Великая и Чёрная, а также рядом озёр, среди которых наиболее крупными являются Гладышевское и Нахимовское (рис. 1). Будучи притоком р. Великая, вытекающей из оз. Нахимовское и впадающей в оз. Гладышевское, р. Серебристая относится к верхней части этого бассейна. По данным Государственного водного реестра, протяжённость реки² составляет 19 км, площадь водосборного бассейна 79.8 км².

¹ Учитывая современные данные об отсутствии выраженных морфологических и генетических различий и о свободной гибридации между проходными и жилыми формами (Hume, 2013; Hume et al., 2013; Цимбалов, 2014), низкой генетической дифференциации между ними (Schreiber, Engelhorn, 1998; Espanhol et al., 2007; Blank et al., 2008; Bracken et al., 2015), мы не рассматриваем их как самостоятельные таксоны в ранге вида.

² Река Серебристая (Солтан-йоки) – код водного объекта: 01040300512102000008362 (<http://textual.ru/gvr/index.php?card=153401>).

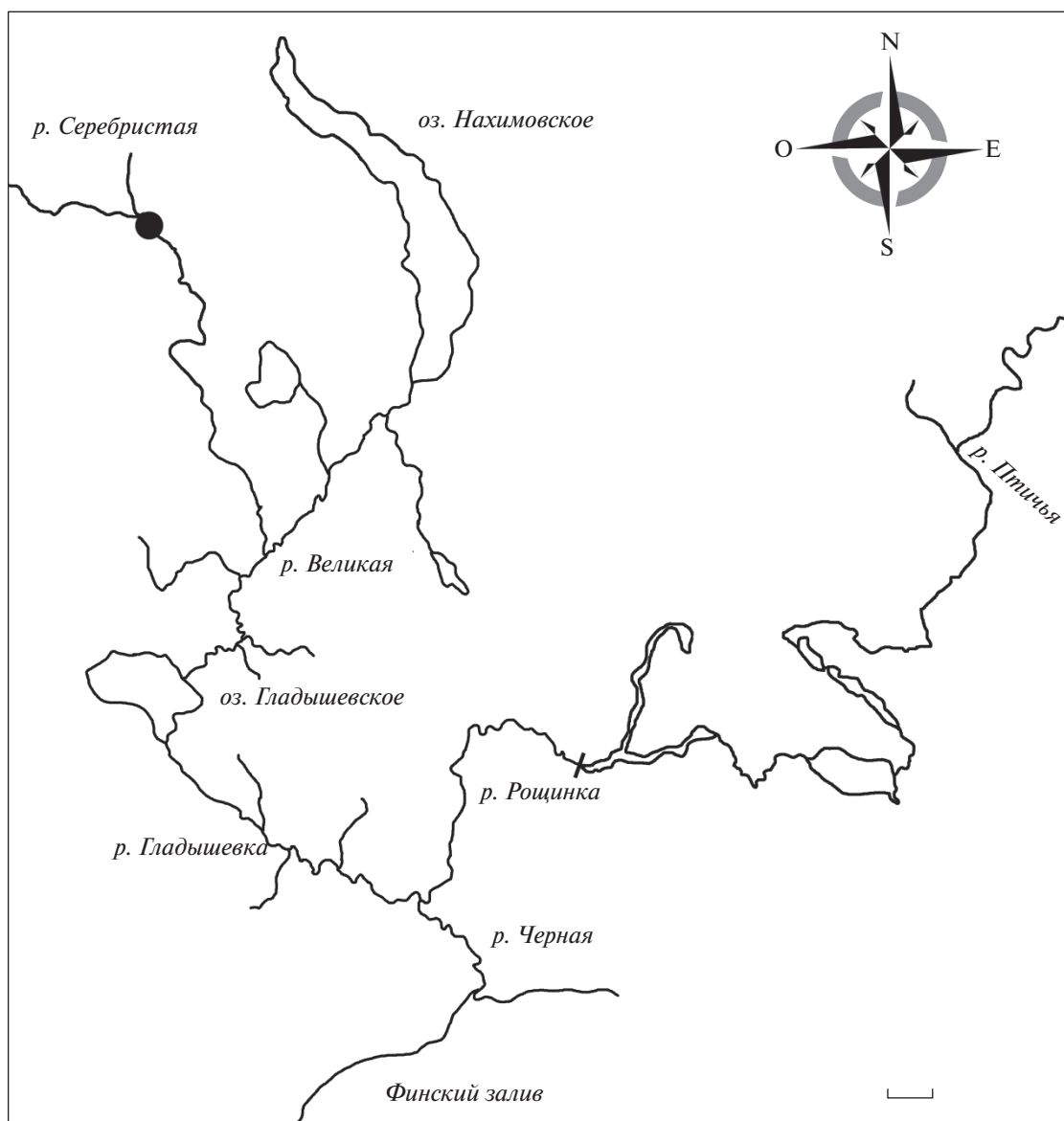


Рис. 1. Система рек Чёрная–Гладышевка–Великая: (●) – место сбора материала. Масштаб: 1 км.

Миног отлавливали в районе пос. Заходское, в 14 км от впадения в р. Великая. Координаты места лова – $60^{\circ}24'47''$ с.ш. $29^{\circ}21'40''$ в.д. На исследованном 1.5-километровом участке (рис. 2) река протекает через елово-сосновый бор и имеет ширину 2–4 м, глубина преимущественно 0.2–0.4 м, местами до 0.7 м. Дно твёрдое, галечно-гравийное с небольшой примесью песка, местами расположены единичные валуны до 0.5 м в диаметре. Температура воды в период исследований составляла $11-12^{\circ}\text{C}$, что на $2-3^{\circ}\text{C}$ ниже, чем в остальной части бассейна.

Материал собран 19.06.2015 г. в период нереста. Всего отловлено 23 экз. жилых производителей миноги. Особей сразу обездвигивали с помо-

щью раствора MS-222 и помещали в 4%-ный изотонический раствор формальдегида. Собранный материал хранится в коллекции Лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН (IEE 15061901).

В работе сначала приведено описание особей, которое позволяет понимать, о какой стадии развития идёт речь. Это связано с тем, что в последнее время в ряде исследований приводится описание ювенильных миног и их последующее сравнение с производителями, что приводит к возникновению таксономической путаницы. Фазу онтогенетического развития определяли по степени выраженности вторичных половых признаков (заанальной складки у самок и урогени-

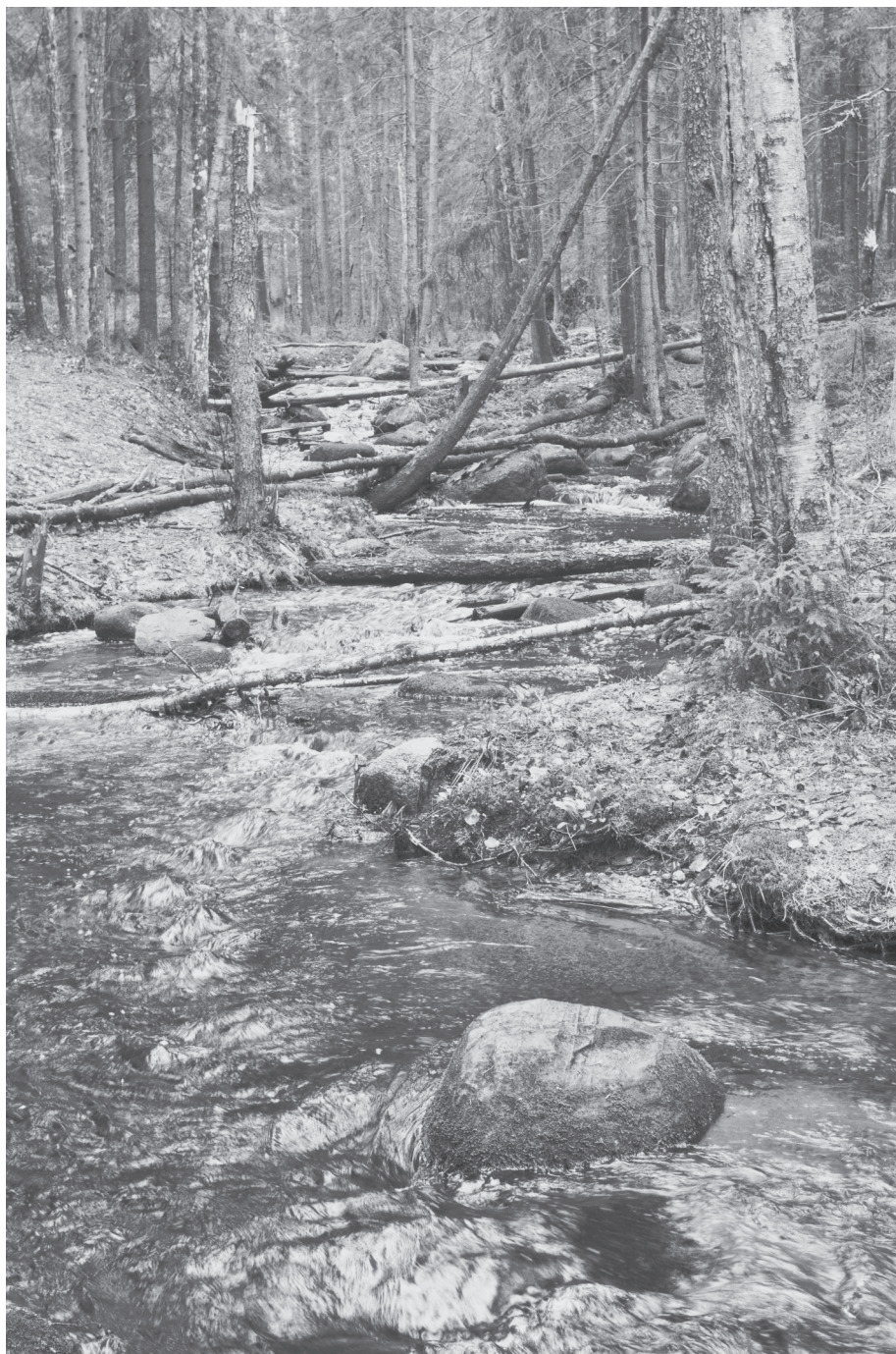


Рис. 2. Участок р. Серебристая в месте сбора материала.

тальной папиллы у самцов), описанных в работе Кучерявого с соавторами (2007б).

При изучении особенностей морфологии анализировали пластические и меристические признаки по описанной ранее схеме (Кучерявый и др., 2007а). Исследование меристических признаков включало анализ озубления ротовой воронки по схеме, предложенной в работе Цимбалова с соавторами (2015), и подсчёт туловищных миомеров.

Выраженность пигментации определяли по условным критериям, предложенным Рено (Renaud, 2011). Плодовитость самки определяли подсчётом общего числа икринок. Так как в первоописание вида не включена детальная морфологическая характеристика, в качестве диагностических признаков мы использовали данные, приведённые в разделе "*Lampetra planeri* (Bloch 1784)" каталога "Миноги мира" (Renaud, 2011. Р. 63–64).

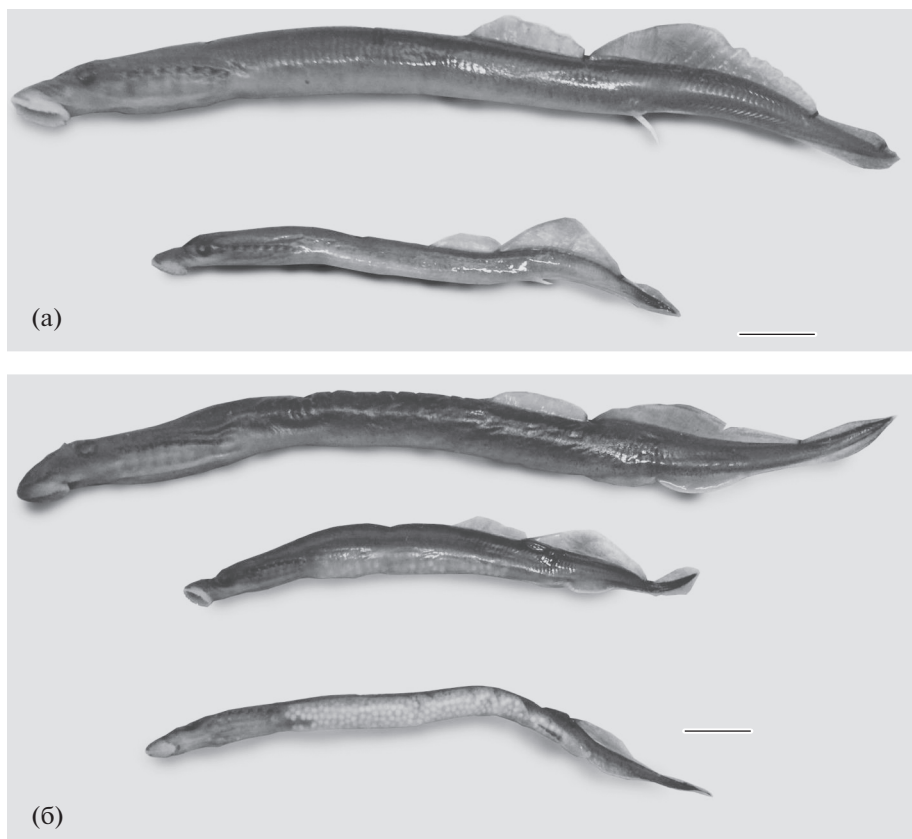


Рис. 3. Производители жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* из р. Серебристая: а – самцы, б – самки. Масштаб: 10 мм.

Для статистической обработки результатов использовали критерии Стьюдента, Манна–Уитни, χ^2 , Колмогорова–Смирнова, а также параметрический и непараметрический (Kruskal–Wallis Anova) дисперсионные анализы, реализованные в пакете Statistica 8. Расчёт теоретических параметров субвыборок проводили с использованием инструмента Excel 10 “Поиск решения”, добиваясь максимума функции правдоподобия распределения частот смешанной выборки (Гурский, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание онтогенетической фазы. Полная длина (TL) особей варьирует в пределах 78–140 мм; диаметр ротового диска – 4.8–9.2% TL . Озубление ротовой воронки характерное для половозрелых миног, зубы тупые. Кишечники всех особей атрофированы. Первый спинной плавник соприкасается со вторым. Вторичные половые признаки хорошо выражены и представлены уrogenитальной папиллой у самцов (рис. 3а), заанальной складкой у самок (рис. 3б). Большая часть отловленных самок уже завершила нерест, в полости их тела оставались отдельные икринки.

Эти данные показывают, что исследованные особи являются половозрелыми производителями, т.е. не принадлежат к какой-либо ювенильной постметаморфной стадии.

Морфологическая характеристика. Анализ частотного распределения миног по длине тела (рис. 4) показал, что оно достоверно ($p > 0.05$) отличается от нормального как по критерию χ^2 , так и по Колмогорову–Смирнову. Поскольку на графике видны три моды, мы разделили выборку на три субвыборки, используя в качестве критерия разделения условные названия “карлики”, “мелкие”, “обычные” (табл. 1).

Для оценки соответствия полученных субвыборок собраным данным были рассчитаны теоретические параметры (табл. 1) и функция правдоподобия. Расчёты показали, что по значению функции правдоподобия смешанное распределение в 36 раз лучше отражает исходные данные, чем нормальное распределение. Критерий Колмогорова для исходных данных и теоретического смешанного распределения ($\lambda = 0.2587$) соответствует доверительной вероятности более 0.9999. Для проверки обоснованности разделения на субвыборки были проведены параметрический и непараметрический дисперсионные ана-

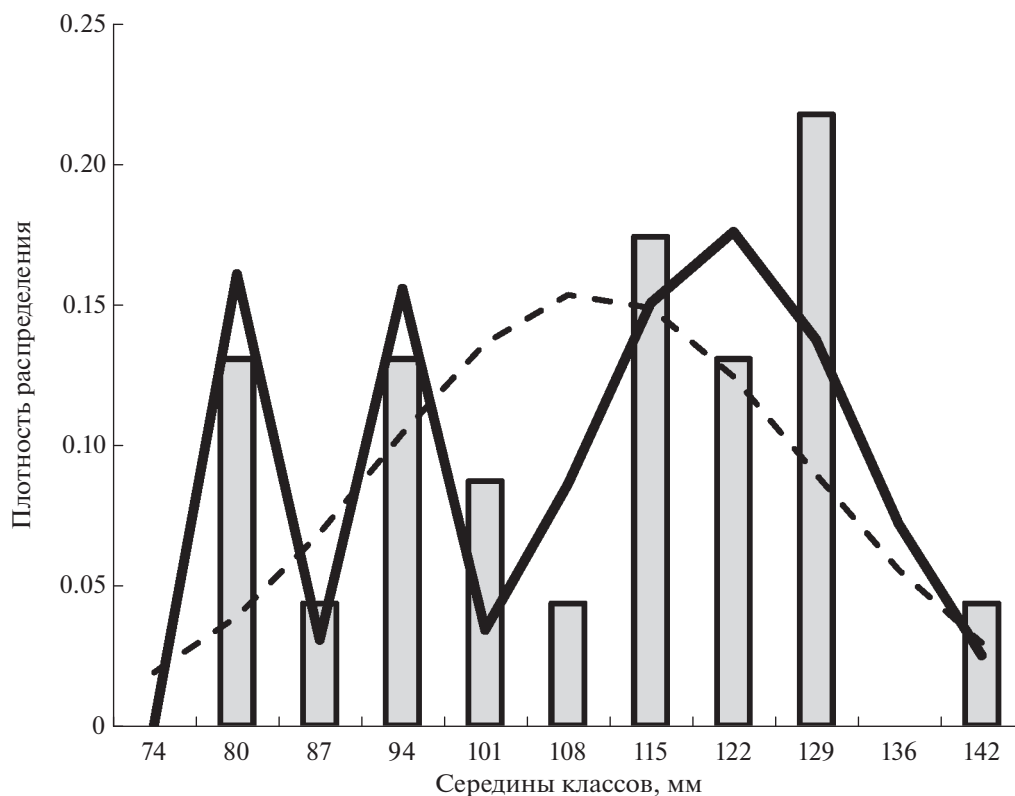


Рис. 4. Распределение частот встречаемости группированного ряда длины (TL) особей речной миноги *Lampetra fluviatilis* из р. Серебряная: (■) – фактическое, (---) – нормальное унимодальное, (—) – смесь трёх нормальных распределений.

лизы, установившие, что длина миног достоверно (соответственно $p < 0.0001$ и $p < 0.01$) зависит от их принадлежности к выделенным группам. Значения средней длины карликов, мелких и обычных миног достоверно различаются при попарном сравнении друг с другом как по критерию Стьюдента ($p < 0.0033$) так и по критерию Манна–Уитни ($p < 0.034$).

Детальная морфологическая характеристика особей приведена в табл. 2. Параметрический дисперсионный анализ пластических признаков, а также числа миомеров показал, что значения этих признаков достоверно ($p = 0.027–0.004$) зависят от принадлежности особей к той или иной выделенной группе. Непараметрический дисперсионный анализ показал аналогичную зависи-

Таблица 1. Параметры субвыборок речной миноги *Lampetra fluviatilis*, выделенных по критерию “длина тела (TL)”

Показатель выборки	Выборка			
	карлики	мелкие	обычные	общая
Число особей, экз.	3	4	16	23
Средняя длина (TL), мм	<u>81.0</u>	<u>92.8</u>	<u>119.8</u>	<u>110.0</u>
	81.0	92.6	121.0	не считали
Стандартное отклонение, мм	<u>2.65</u>	<u>3.10</u>	<u>10.60</u>	<u>17.8</u>
	2.16	2.70	10.86	не считали

Примечание. Над чертой – фактические данные, под чертой – теоретические.

Таблица 2. Морфологическая характеристика жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* ($M \pm SD$)

Признак	Карлики			Мелкие	Обычные
	самец	самец	самка	4 экз.	16 экз.
<i>TL</i> , мм	78	82	83	90–104	107–140
	В % <i>TL</i>				
<i>H</i>	6.41	6.10	6.02	5.93 ± 0.61	6.03 ± 1.22
<i>aB1</i>	16.67	13.41	11.82	13.62 ± 1.21	13.05 ± 0.66
<i>B1–B7</i>	10.26	9.76	10.84	9.14 ± 1.67	9.44 ± 0.70
<i>aB7</i>	26.92	23.17	25.30	25.13 ± 1.88	22.5 ± 1.13
<i>ao</i>	8.97	7.32	7.23	7.41 ± 0.64	7.35 ± 0.43
<i>o</i>	3.85	3.05	3.61	2.97 ± 0.56	2.62 ± 0.34
<i>o–B1</i>	3.85	3.05	3.61	3.24 ± 0.11	3.09 ± 0.28
<i>d</i>	6.41	6.10	6.02	5.65 ± 0.36	5.66 ± 1.04
<i>io</i>	5.12	4.88	4.82	4.04 ± 0.51	4.01 ± 0.50
<i>ID1</i>	11.54	12.80	13.86	12.94 ± 0.87	12.45 ± 1.01
<i>ID2</i>	24.36	25.61	23.49	24.80 ± 1.80	24.21 ± 2.33
<i>hD1</i>	3.85	3.66	3.61	3.25 ± 0.94	3.44 ± 0.67
<i>hD2</i>	5.13	4.88	6.02	6.07 ± 0.58	5.15 ± 0.73
<i>IC</i>	11.54	10.98	10.84	10.28 ± 1.36	10.39 ± 0.93
<i>a–C</i>	29.49	28.05	28.92	30.30 ± 1.31	29.40 ± 2.08
<i>B7–C</i>	43.59	48.78	45.78	46.95 ± 1.90	48.11 ± 2.29
<i>an</i>	7.69	7.32	7.23	6.47 ± 0.21	6.58 ± 0.54

Примечание. *TL* – полная длина тела, *H* – наибольшая высота тела, *aB1* – расстояние от конца рыла до 1-го жаберного отверстия, *B1–B7* – длина жаберного аппарата, *aB7* – длина головного отдела, *ao* – расстояние от конца рыла до переднего края глаза, *o* – диаметр глаза, *o–B1* – расстояние от заднего края глаза до 1-го жаберного отверстия, *d* – диаметр ротовой воронки, *io* – ширина лба, *ID1* и *ID2* – длина основания 1-го и 2-го спинного плавника, *hD1* и *hD2* – наибольшая высота 1-го и 2-го спинного плавника, *IC* – длина хвостового плавника, *a–C* – длина хвостового отдела, *B7–C* – длина туловищного отдела, *an* – расстояние от конца рыла до отверстия непарной ноздри; $M \pm SD$ – среднее значение и среднее квадратичное отклонение.

мость ($p = 0.03–0.004$) для расстояния от конца рыла до 1-го жаберного отверстия (*aB1*) и диаметра глаза (*o*), распределение частот для которых достоверно ($p < 0.05$) отличается от нормального.

Половой диморфизм производителей выражен в числе туловищных миомеров, которых больше у самок ($T_s = 2.7$), и трёх пластических признаках: у самок меньше относительная длина основания 2-го спинного плавника ($T_s = 2.1$) и хвостового отдела ($T_s = 2.9$), но больше относительная длина туловищного отдела ($T_s = 2.4$).

Число верхнегубных зубов в первом (верхнем) ряду 0 или 2 (соответственно 65.2 и 34.8% особей); во втором (нижнем) ряду – 3–7. Верхнечелюстная пластинка с одной вершиной с каждой стороны (11),

число верхних и нижних латеральных зубов справа и слева у всех исследованных экземпляров – 2, средних – 3. Формулы нижнечелюстных зубов: $1 + 5 + 1$, $1 + 5 + 1^2$, $1^2 + 5 + 1^2$, $1^2 + 6 + 1^2$. Два последних варианта озубления вместе составляют 56.5% встречаемости. Нижнегубных зубов нет. Условные размерные группировки не имеют достоверных отличий по меристическим признакам (значения r не превышают 0.3). Окраска тела типичная для жилой формы речной миноги: спина темнее брюха, коричневатая. Хвостовой и спинные плавники желтоватые. На 2-м спинном плавнике есть тёмное пятно. Пигментация хвостового плавника варьирует от слабо выраженной (+) до средней (++), форма плавника лопатовидная.

Биология. Все особи были пойманы в местах, характеризующихся как типичное нерестилище миноги. На других участках реки нерест отмечен не был. Вероятно, из-за особенностей температурного режима в р. Серебристая нерест происходит позже (или более растянут), чем в других частях речной системы, и мы наблюдали его завершение. Большая часть производителей на момент поимки уже отнерестилась, что указывает на завершение нерестового периода. На исследованном участке было обнаружено шесть групп по 3–15 особей, в состав которых входили только представители жилой формы. Анадромные или озёрные паразитические производители в момент сбора материала не обнаружены, однако месяцем ранее здесь была отмечена крупная минога. Производители придерживались участков с галечно-гравийным дном, скорость течения на которых не превышала 0.4 м/с. Пойманных на исследованном участке самцов было почти в два раза больше, чем самок (1.87 : 1).

Плодовитость единственной неотнерестившейся самки (мелкая – TL 92 мм) в нашей выборке составила 463 икринки. Икринки грушевидной формы; большой диаметр варьирует в пределах 0.8–1.0 мм. Вероятно, плодовитость карликовых самок ещё ниже.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особь, обозначенные как карликовые ($TL < 86$ мм), по нашим данным, впервые отмечены не только для рек бассейна Финского залива, но и для вида в целом. В табл. 2 мы приводим данные по каждой такой особи отдельно. Результаты сравнения длины тела особей из группировок карликовых и мелких миног показывают высокую вероятность достоверности различий по критерию Манна–Уитни ($U_{мп} = 0$, при $U_{кр} = 2$, $p \leq 0.05$). В размерную группировку, обозначенную как мелкие, были выделены особи TL 86–106 мм (проанализированы особи TL 90–104 мм). Вероятность их отличия от обычных также достаточно высока ($U_{мп} = 0$, при $U_{кр} = 36$, $p \leq 0.05$). Подобные особи известны для резидентной формы речной миноги, однако данные по ним не включены в её описание (Renaud, 2011). Группировку обычных составили миноги $TL > 106$ мм (TL 107–140 мм), данные об аналогичных особях вошли в описание (Renaud, 2011).

Производители из р. Серебристая по пластическим признакам практически не отличаются от описания *L. planeri*, приведённого Рено (Renaud, 2011). Наибольшее отличие обнаружено в максимальном значении расстояния от конца рыла до 1-го жаберного отверстия ($aB1$), которое составило 16.7% TL у самой мелкой из исследованных особей. Однако средние значения этого признака во всех выделенных группировках (13.1–14.8% TL)

выше максимального (12.6%), указанного в описании (Renaud, 2011). Вероятно, это связано с выбранным размерным рядом: при указанном диапазоне длины производителей 86–170 мм для сравнения морфологических признаков он использует особей TL 106–133 мм (Renaud, 2011), но, как видно из табл. 2, значение этого признака уменьшается с увеличением длины тела.

Высока вероятность отличий между карликовыми и мелкими миногами по таким признакам, как ширина лба и расстояние от конца рыла до отверстия непарной ноздри (в обоих случаях $p = 0.03$); между мелкими и обычными – по наибольшей высоте 2-го спинного плавника ($p = 0.05$).

Относительно меристических признаков следует отметить, что у исследованных особей за пределы описания вида (Renaud, 2011) выходят число туловищных миомеров (59–67 против 60–65) и число нижнечелюстных зубов (7–10 против 7–9). Однако ни у одной особи значения этих двух признаков не выходят за пределы видоспецифичных одновременно. Так, 59 туловищных миомеров обнаружено у мелкого самца TL 90 мм, 67 миомеров – у обычной самки TL 114 мм; 10 зубов на нижнечелюстной пластинке ($1^2 + 6 + 1^2$) – у самцов TL 107, 112 и 120 мм.

Рено (Renaud, 2011) не приводит данные о плодовитости. В работе Берга (1948) указана плодовитость для двух самок TL 136 и 123 мм из бассейна р. Плюсса – соответственно 854 и 1290 икринок – и для одной самки TL 125 мм из р. Видлицы – 1400 икринок. Кузнецов с соавторами (Kuznetsov et al., 2016) для *L. planeri* в целом указывает плодовитость 573–3355, для р. Верева – 993–2259 (TL 132–144, в среднем 1740 мм) и для р. Ижора – 1288–3355 (TL 134–189, в среднем 2014 мм). Очевидно, что указанная нами величина плодовитости – минимальная из известных. Вероятно, она может быть ещё ниже, так как данных по карликовым самкам на настоящий момент нет, а как показал Хардисти (Hardisty, 1964), плодовитость миног тесно связана с их размерами.

Помимо описанных в данной работе особей в бассейне Финского залива широко представлена паразитическая форма (анадромная и озёрная). Несмотря на то что в р. Серебристая на нерестилище одновременно с жилой формой мы не обнаружили паразитических производителей, нельзя исключать возможность их присутствия на данном участке реки, а также совместного с пресноводными формами нереста. Скорее всего мы застали окончание нереста. Ранее в р. Гладышевка (в 18 км от устья р. Чёрная) и р. Рошинка (5 км от устья р. Чёрная) был отмечен нерест анадромной формы. Кроме того, в коллекции ЗИН РАН хранятся анадромные производители, пойманные в 1930 г. в реках Гдовка (117 км от устья, ZISP 25430) и Крупа (126 км от устья, ZISP 26437). Примеры

этих поимок показывают возможную протяжённость нерестовой миграции анадромной формы, и в случае р. Гдовка – способность преодолевать крупные пресные водоёмы (Чудское озеро), если на них нет непроходимых преград.

До настоящего времени паразитическая форма в оз. Гладышевское не описана. В р. Серебристая 18.05.2015 г. была поймана самка *TL* 256 мм (IEE 15051801), которая соответствует по своим характеристикам оливковым озёрным паразитическим миногам³ (Иванова-Берг, 1966). Как известно, озёрные производители могут принимать участие в совместном с резидентными и анадромными миногами нересте (Lauterborn, 1926; Zanandrea, 1959; Huggins, Thompson, 1970; Lasne et al., 2010) и являются связующим звеном, позволяющим снизить давление отбора в тех случаях, когда на одном нерестилище встречаются производители разных форм.

Таким образом, результаты статистического анализа позволяют сформулировать гипотезу о наличии нескольких фенотипических группировок у производителей жилой формы речной миноги внутри одной популяции. Число этих группировок, их существенные признаки, численность, соотношение полов и наличие в других популяциях требуют дальнейшего изучения.

Настоящая работа ещё раз показывает, что *L. fluviatilis* – сложный комплексный вид, в котором представлен широкий ряд форм половозрелых особей, различающихся своей биологией в период после метаморфоза. Для жилой, так же как и для проходной, формы речной миноги свойствен полиморфизм не только на ареале в целом, но и внутри одной популяции. В реках бассейна Финского залива представлены озёрные паразитические (Иванова-Берг, 1966; Цимбалов и др., 2015) и разнообразные анадромные миноги – граесох, типичная, крупная (Берг, 1948; Кудерский, 2007; Цимбалов, 2014) и жилые формы миног.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны К.В. Кузищину (МГУ) и Е.А. Кирилловой (ИПЭЭ РАН) за обсуждение и замечания к этой работе.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14–14–01171).

³*Lampetra fluviatilis* morpha *ladogensis*: ZISP 37889 – голотип чёрный самец *TL* 190 мм (в выборке *TL* 155–291 мм), р. Виллига (современное написание – Вилига), коллектор М.М. Иванова-Берг; ZISP 46186 – р. Волхов, коллектор Ахипцева; ZISP 42977 – *TL* 210–260, р. Сясь, коллектор М.М. Иванова-Берг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 467 с.
- Гурский Е.И. 1971. Теория вероятностей с элементами математической статистики. М.: Высш. шк., 328 с.
- Иванова-Берг М.М. 1966. Морфологические отличия ладожской миноги от невиской // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 3 (40). С. 561–566.
- Кудерский Л.А. 2007. Речная минога (*Lampetra fluviatilis* [Linnaeus, 1759]) восточной части Финского залива // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 307–360.
- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Павлов Д.С. и др. 2007а. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* из р. Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 42–57.
- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2007б. Половой диморфизм и некоторые особенности нерестового поведения тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* // Там же. Т. 47. № 5. С. 341–347.
- Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В. 2014. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. АН. Т. 459. № 2. С. 248–251.
- Цимбалов И.А. 2014. Морфоэкологическая дифференциация европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* на территории Балтийского бассейна Российской Федерации: Дис. магистра. М.: МГУ, 167 с. doi 10.13140/2.1.2184.8329
- Цимбалов И.А., Кучерявый А.В., Веселов А.Е., Павлов Д.С. 2015. Характеристика речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) из реки Лососинка (Бассейн Онежского озера) // Докл. АН. Т. 462. № 1. С. 118–121.
- Bergstedt R.A., Seelye J.G. 1995. Evidence for lack of homing by sea lampreys // Transact. American Fish. Soc. V. 124. № 2. P. 235–239.
- Blank M., Jürss K., Bastrop R. 2008. A mitochondrial multigene approach contributing to the systematics of the brook and river lampreys and the phylogenetic position of *Eudontomyzon mariae* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. P. 2780–2790. doi 10.1139/F08-178
- Bracken F.S.A., Hoelzel A.R., Hume J.B., Lucas M.C. 2015. Contrasting population genetic structure among freshwater-resident and anadromous lampreys: the role of demographic history, differential dispersal and anthropogenic barriers to movement // Mol. Ecol. V. 24. P. 1188–1204. doi 10.1111/mec.13112
- Espanhol R., Almeida P.R., Alves M.J. 2007. Evolutionary history of lamprey paired species *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) as inferred from mitochondrial DNA variation // Ibid. V. 16. P. 1909–1924. doi 10.1111/j.1365-294X.2007.03279.x
- Hardisty M.W. 1964. The fecundity of lampreys // Arch. Hydrobiol. V. 60. № 3. P. 340–357.
- Huggins R.J., Thompson A. 1970. Communal spawning of brook and river lampreys, *Lampetra planeri* Bloch and *Lampetra fluviatilis* L. // J. Fish. Biol. V. 2. № 1. P. 53–54.
- Hume J.B. 2013. The evolutionary ecology of lampreys (Petromyzontiformes): Ph. D. Thesis. Glasgow: Univ. Glasgow, 252 p.
- Hume J.B., Adams C.E., Mable B., Bean C.W. 2013. Post-zygotic hybrid viability in sympatric species pairs – a case

- study from European lampreys // Biol. J. Linn. Soc. V. 108. P. 378–383. DOI: . doi 10.1111/j.1095-8312.2012.02007.x
- 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. № 11. P. 1117–1125.
- Kottelat M., Freyhof J.* 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publ. Kottelat, Cornol and Freyhof, 646 p.
- Kuznetsov Y., Mosyagina M., Zelennikov O.* 2016. The formation of fecundity in ontogeny of lampreys // Jawless Fishes of the World. V. 1 / Eds. Orlov A., Beamish R. Cambridge: Cambridge Scholars Publ. P. 323–345.
- Lasne E., Sabatie M. R., Evanno G.* 2010. Communal spawning of brook and river lampreys (*Lampetra planeri* and *L. fluviatilis*) is common in the Oir River (France) // Ecol. Freshw. Fish. V. 19. P. 323–325.
- Lauterborn R.* 1926. Das Laichen des Flussneunauges (*Lampetra fluviatilis* L.) in den eitengewässern des Oberrheins. // Zool. Anz. V. 68. № 5/6. P. 142–146.
- Renaud C.B.* 2011. Lampreys of the World. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // FAO Spec. Catalogue Fish. Purposes. № 5. Rome: FAO, 109 p.
- Schreiber A., Engelhorn R.* 1998. Population genetics of a cyclostome species pair, river lamprey (*Lampetra fluviatilis* L.) and brook lamprey (*Lampetra planeri* Bloch) // J. Zool. Systemat. Evol. Res. V. 36. P. 85–99.
- Spice E.K., Goodman D.H., Reid S.B., Docker M.F.* 2012. Neither philopatric nor panmictic: microsatellite and mtDNA evidence suggests lack of natal homing but limits to dispersal in Pacific lamprey // Mol. Ecol. V. 21. № 12. P. 2916–2930.
- Zanandrea G.* 1959. Le Lamprede della Campania // Publ. Staz. Zool. Napoli. V. 31. № 2. P. 15–24.