

УДК 597.213.591.5

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СМОЛТОВ РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS* ИЗ БАССЕЙНА РЕКИ ЧЁРНАЯ (ФИНСКИЙ ЗАЛИВ, БАЛТИЙСКОЕ МОРЕ)

© 2017 г. А. В. Кучерявый*, И. А. Цимбалов, 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 11.08.2016 г.

Приводится описание смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* из бассейна р. Чёрная. На основе сравнительного анализа таксономически значимых признаков данной популяции и на ареале вида обосновывается расширение пределов их варьирования. Описано строение гонад и кишечника особей, готовящихся к нагульной фазе жизненного цикла, также реконструированы некоторые изменения, которые происходят с миногами за время нагула. Предложена схема анализа и описания смолтов, которая также может быть применена к другим видам миног. Обоснована правомерность использования термина “смолт” для ювенильных анадромных миног, совершающих покатную миграцию. Показано, что биология паразитических неанадромных видов миног во время нагульной (ювенильной постметаморфной) фазы отличается от биологии смолтов.

Ключевые слова: речная минога *Lampetra fluviatilis*, смолты, морфология, развитие гонад, строение кишечника, изменчивость признаков на ареале.

DOI: 10.7868/S0042875217020138

Данных по биологии смолтов¹ миног (Petromyzontidae) немного, в публикациях по большей части содержатся самые общие характеристики особей – описание окраски и размеров, данные о сроках покатной миграции в нагульные водоёмы (Moser et al., 2014). В случаях, когда в речной системе представлены пресноводные непаразитические и мигрантные паразитические миноги, часто возникают сложности с определением видовой принадлежности особей на этой фазе развития. Исследователи используют немногочисленные опубликованные ключи-определители. На наш взгляд, такое применение ключей для особей из разных участков ареала не всегда оправданно. Ареал реч-

ной миноги охватывает разнообразные пресноводные экорегионы (Abbel et al., 2008), однако в отсутствие сравнительного анализа размеров смолтов некоторые исследователи пытаются использовать пластические признаки ювенильных особей в качестве диагностических для форм и видов миног из разных местообитаний (Perega et al., 2011; Mateus et al., 2013). На настоящий момент нам не известно ни одной ревизии или сравнительного анализа покатной молодежи миног на ареале в целом. Результаты сравнительного анализа смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* из разных частей ареала могут быть использованы при определении видовой принадлежности особей; в частности, признак «длина тела» применяется в качестве систематически значимого при идентификации ювенильных постметаморфных миног (Gardiner, 2003).

Цель работы – дать биологическую характеристику смолтов миноги из бассейна р. Чёрная, провести сравнительный анализ морфологической изменчивости особей данной онтогенетической фазы развития на ареале и определить пределы варьирования признаков на этапах метаморфоза, смолтификации и нагула в море.

¹ Для обсуждаемой в данной работе фазы онтогенеза миног исследователи используют разные термины, например, макрофтальмия, трансформеры, покатники в море, транзитивная фаза, взрослые. Единого мнения, какой термин является более подходящим, нет. Опираясь на аналогии миног с лососёвыми (Salmonidae), продемонстрированные в работах Берга (1935) и Савваитовой с соавторами (2007), и работы других исследователей (Novomodnyu, Belyaev, 2002; Сидоров, Пичугин, 2005), мы употребляем термин “смолт”. Представителей этой фазы жизненного цикла мы определяем как постметаморфных ювенильных миног, мигрирующих в нагульные водоёмы (озёра и моря) и отличающихся по своим биологическим характеристикам от паразитических и непаразитических речных ювенильных постметаморфных миног. Этот термин использовал также ван де Ветеринг (Wetering, 1998) при описании физиологических аспектов смолтификации трёхзубой миноги *Entosphenus tridentatus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран 17–18.04.2015 г. в 5,9 км от устья р. Чёрная² (другое название – Гладышевка), впадающей в Финский залив Балтийского моря. Координаты места лова: 60°13'15.74" с.ш. 29°30'56.26" в.д. Отлов проводили в период покатной миграции личинок и смолтов миног методом пассивного лова конусной сетью из безузловой дели с ячейёй 3 мм, площадь входного отверстия 1 × 1 м (Павлов и др., 2014).

Часть отловленных особей фиксировали в 4%-ном изотоническом растворе формальдегида. Так как в работах, посвящённых морфологии смолтов речной миноги, и при сравнении разных стадий онтогенеза исследователи применяют различные сочетания признаков, в данной работе мы выделили три группы признаков. В первую группу входят признаки для сравнения с предметаморфными личинками речной миноги (Renaud, 2011): относительная длина преджаберной и жаберной областей, туловищного и хвостового отделов, окраска тела, форма хвостового плавника и наличие тёмного пятна на 2-м спинном плавнике.

Вторая группа включает признаки, используемые в идентификационных ключах для определения смолтов речной *L. fluviatilis* и неполовозрелых особей ручьевой *L. planeri* миноги. Гардинер (Gardiner, 2003) на основе анализа своего материала и данных других исследователей (Hardisty et al., 1970; Bird, Potter, 1979a, 1979b; Youson, 1980) пришёл к выводу о том, что наиболее информативными признаками для различения европейских ювенильных миног рода *Lampetra* являются: длина тела, относительная длина предглазничного отдела, горизонтальный диаметр глаза, диаметр ротовой воронки, высота тела, степень развития зубов, степень выраженности органов боковой линии на голове, а также вторичные половые признаки – урогенитальная папилла у самцов и заанальная складка у самок (у резидентных особей). По его мнению, наиболее очевидным признаком для определения видовой принадлежности является общая длина тела (*TL*), которая обычно не превышает 120 мм у ювенильных анадромных миног. Для детального сравнения выборку разделили на группировки с использованием размерно-веса индекса (*I*) – отношения массы тела к его длине.

Третья группа объединяет признаки, указанные при описании производителей речной миноги (Renaud, 2011): интенсивность озубления ротовой воронки, расположение и число зубов в ней, число туловищных миомеров.

Пол определяли гистологически. Стадии развития гонад приводятся согласно терминологии, принятой Макеевой (1992). Поперечные срезы

туловища перед началом 1-го спинного плавника фиксировали в фиксаторе Боуэна. Ткани выдерживали в серии растворов этилового спирта восходящей концентрации и заливали в парафин. На микротоме выполняли серию срезов, толщиной 6–7 мкм. Окраску полученных препаратов проводили стандартными методами с использованием гистологических красителей – гематоксилина Эрлиха и эозина. Морфологию кишечника изучали на тех же тотальных поперечных срезах туловищного отдела по методике, приведённой в работе Ямазаки с соавторами (Yamazaki et al., 2001): учитывали форму тифлозоля (срединной складки, спирального клапана) и выростов в кишечнике, расположение, высоту и ширину основания коротких, средних и длинных пристеночных выростов. Исследование и фотографирование препаратов проводили с помощью микроскопа Keyence BZ 9000.

Собранный материал хранится в коллекции миног ИПЭЭ РАН (IEE 15041701). Для сравнения дополнительно исследованы экземпляры из коллекции Зоологического института РАН (ZISP 29185, 25590, 23439) и нашей коллекции (IEE 10120001, 1003001, 10111001 и 13120701), а также опубликованные данные по морфологии (Perea et al., 2011. Table 2. P. 96).

Обобщённая карта, демонстрирующая варьирование размеров мигрирующих в нагульные водоёмы смолтов *L. fluviatilis*, составлена по собственным и опубликованным данным (Берг, 1948; Ducasse, Leprince, 1980; Tuunainen et al., 1980; Rochard, Elie, 1994; Ojutkangas et al., 1995; Waterstraat, Krappe, 2000; Taverny, Urdaci, 2003; Thiel, Salewski, 2003; Igoe et al., 2004; Berg, 2005; Goodwin et al., 2006; Ljunggren, Söderman, 2007; Taverny, Elie, 2008; Raczyński, 2012; Winter et al., 2014).

При статистической обработке данных применяли стандартные методы унивариантного статистического анализа; обработку данных проводили с использованием программ Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовая принадлежность смолтов. В реках, впадающих в Финский залив Балтийского моря, обитают три вида миног – речная *L. fluviatilis*, ручьевая *L. planeri* и морская *Petromyzon marinus* (Атлас ..., 2002). Смолтов *P. marinus* мы не обнаружили. Смолты этого вида значительно отличаются от покатников рода *Lampetra* прежде всего озублением большей части ротовой воронки, а также её крупным размером. Поттер с соавторами (Potter et al., 1978) указывают, что относительный диаметр ротовой воронки морской миноги обычно превышает 8% (у исследованных нами миног – около 5% *TL*); по данным Поттера и Осборна (Pot-

² Код водного объекта в Государственном водном реестре: 01040300512102000008348.

Таблица 1. Сравнительная морфологическая характеристика двух размерных классов смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* из р. Чёрная ($M \pm SD$)

Признак	$TL < 120$ мм ($n = 19$)	$TL > 120$ мм ($n = 29$)	T_s	CD
TL, мм	110.25 ± 6.307	138.24 ± 12.176	9.007^*	1.82^*
W , г	2.01 ± 0.288	3.67 ± 1.000	6.972^*	1.29^*
			$B \% TL$	
H	5.17 ± 0.482	5.13 ± 0.340	-0.349	0.05
$B1-B7$	8.92 ± 0.474	8.49 ± 0.458	-3.063^*	0.46
$aB1$	13.40 ± 0.881	12.96 ± 0.856	-1.663	0.25
ao	7.66 ± 0.503	7.55 ± 0.540	-0.668	0.11
o	2.74 ± 0.395	2.58 ± 0.358	-1.382	0.21
$o-B1$	3.01 ± 0.411	2.83 ± 0.350	-1.530	0.24
d	5.04 ± 0.467	4.86 ± 0.386	-1.477	0.21
$aB7$	22.32 ± 1.167	21.46 ± 1.00	-2.682^*	0.40
io	4.15 ± 0.327	3.81 ± 0.303	-3.656^*	0.54
$ID2$	21.00 ± 1.489	22.08 ± 1.133	2.816^*	0.41
$hD1$	2.73 ± 0.314	2.38 ± 0.305	-3.766^*	0.57
$hD2$	4.88 ± 0.677	4.27 ± 0.780	-2.756^*	0.42
$a-C$	28.29 ± 1.535	28.80 ± 0.660	1.566	0.23
$B7-C$	49.39 ± 1.640	49.74 ± 0.896	0.950	0.14

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4: $M \pm SD$ – среднее значение и среднее квадратичное отклонение; TL – общая длина, W – масса тела, H – высота тела между 3-м и 4-м жаберными отверстиями, $B1-B7$ – длина жаберного аппарата, $aB1$ – расстояние от конца рыла до 1-го жаберного отверстия, ao – длина рыла, o – горизонтальный диаметр глаза, $o-B1$ – расстояние от заднего края глаза до 1-го жаберного отверстия, d – диаметр ротовой воронки, $aB7$ – длина головного отдела, io – ширина лба, $ID2$ – длина основания 2-го спинного плавника, $hD1$ и $hD2$ – высота 1-го и 2-го спинного плавника, $B7-C$ – длина туловища, $a-C$ – длина хвостового отдела. Полу жирным шрифтом выделены признаки, которые Гардинер (Gardiner, 2003) принимает за диагностические для различения ювенильных жилых миног и смолтов; * достоверные по T_s различия и значения критерия Майра, достигающие уровня подвидовых различий.

ter, Osborne, 1975), число туловищных миомеров – 69–75 (57–66 в нашем случае). Эти характеристики позволяют исключить возможность присутствия в нашей выборке смолтов морской миноги.

Длина тела исследованных особей варьирует в пределах 95–163 мм (рис. 1), масса – 1.8–5.9 г. Выраженное распределение на крупных и мелких особей не наблюдается (рис. 2). Отличия между размерными группировками по предложенным Гардинером (Gardiner, 2003) диагностическим признакам не выявлены (табл. 1). Таким образом, мы исключаем возможность наличия среди ис-

следованных особей ювенильных представителей резидентной формы речной миноги.

Признаки для сравнения с предметоморфными личинками. В % TL : $aB1$ 11.3–15.4, $B1-B7$ 7.5–9.7, $B7-C$ 46.1–51.9, $a-C$ 23.3–30.6. Окраска тела металлическая серебристая с боков, тёмная или начинающая темнеть с латеральной стороны; форма хвостового плавника лопатовидная заострённая; на $D2$ есть тёмное пятно.

Меристические признаки, указанные при описании производителей речной миноги. Озубление ротового диска: число свободно расположенных зу-



Рис. 1. Смолты речной миноги *Lampetra fluviatilis*: а – TL 132 мм, б – TL 95 мм.

Таблица 2. Сравнительная характеристика смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* с учётом распределения по размерно-весовому индексу

Признак	Самки		Самцы		Ts (самки–самцы)	
	$M \pm SD$	T_s	$M \pm SD$	T_s	тощие	упитанные
<i>TL</i> , мм	<u>122.3 ± 15.07</u> 145.0 ± 13.26	–3.304*	<u>115.7 ± 8.79</u> 149.3 ± 4.89	–8.832*	–5.562*	0.847
<i>W</i> , г	<u>2.74 ± 1.19</u> 4.13 ± 0.96	–2.618*	<u>2.14 ± 0.33</u> 4.60 ± 0.48	–11.212*	–4.939*	–1.140
			<i>B % TL</i>			
<i>H</i>	<u>5.20 ± 0.53</u> 5.07 ± 0.24	0.625	<u>5.07 ± 0.52</u> 5.35 ± 0.38	1.176	–0.326	–1.670
<i>B1–B7</i>	<u>8.77 ± 0.64</u> 8.73 ± 0.45	0.143	<u>8.78 ± 0.49</u> 8.37 ± 0.62	1.391	0.997	1.270
<i>aB1</i>	<u>13.41 ± 0.74</u> 12.73 ± 0.67	1.914	<u>13.50 ± 1.32</u> 12.87 ± 0.72	1.097	2.280*	–0.384
<i>ao</i>	<u>7.67 ± 0.47</u> 7.55 ± 0.61	0.408	<u>7.66 ± 0.44</u> 7.47 ± 0.56	0.726	0.189	0.244
<i>o</i>	<u>2.74 ± 0.37</u> 2.60 ± 0.29	0.740	<u>2.80 ± 0.60</u> 2.54 ± 0.26	1.081	1.394	0.424
<i>o–B1</i>	<u>3.01 ± 0.42</u> 2.58 ± 0.36	2.370*	<u>3.04 ± 0.475</u> 2.87 ± 0.260	1.081	2.823*	–1.917
<i>d</i>	<u>5.08 ± 0.30</u> 4.92 ± 0.34	0.953	<u>4.90 ± 0.51</u> 4.79 ± 0.49	0.401	0.594	0.513
<i>aB7</i>	<u>22.18 ± 1.23</u> 21.46 ± 0.53	1.429	<u>22.28 ± 1.57</u> 21.24 ± 0.95	1.501	2.329*	0.485
<i>io</i>	<u>4.05 ± 0.44</u> 3.62 ± 0.33	2.341*	<u>3.78 ± 0.50</u> 4.02 ± 0.18	1.187	2.191*	–3.198*
<i>hD1</i>	<u>2.61 ± 0.38</u> 2.47 ± 0.20	0.854	<u>2.59 ± 0.43</u> 2.10 ± 0.22	2.640*	1.321	2.946*
<i>a–C</i>	<u>28.88 ± 1.02</u> 28.65 ± 0.62	0.524	<u>28.49 ± 1.05</u> 29.19 ± 0.70	–1.474	0.127	–1.363
<i>B7–C</i>	<u>48.94 ± 1.55</u> 49.90 ± 0.45	–1.548	<u>49.24 ± 1.97</u> 49.57 ± 0.81	–0.421	–1.887	0.836

Примечание. Над чертой – тощие особи, под чертой – упитанные.

бов в верхнем (первом) ряду верхнегубной области 2–8, в нижнем (втором) ряду – 3–8; на верхнечелюстной пластинке по одной вершине с каждой стороны (11) у всех исследованных особей; число вершин правых и левых верхних и нижних латеральных зубов во всех случаях 2; средних правых и левых латеральных 2–3, формула латеральных зубов: $1^2 + (1^2 - 1^3) + 1^2$; на нижнечелюстной пластинке вершин у крайнего левого зуба 1–2; вершин у крайнего правого зуба 1–3; промежуточных одновершинных 3–6; формулы зубов на нижнечелюстной пластинке: $1 + 5 + 1$, $1 + 6 + 1$, $1^2 + 3 + 1^2$, $1^2 + 5 + 1^2$, $1^2 + 6 + 1^2$, $1^2 + 4 + 1^3$. Ни в одном случае нижнегубные зубы не обнаружены. Туловищных миомеров 57–66.

Соотношение полов. У исследованных особей не отмечено развитие вторичных половых признаков: нет выраженной урогенитальной папиллы

у самцов, заанальной складки у самок. Результаты гистологического анализа 30 особей показали, что соотношение полов среди мигрирующих вниз по течению смолтов близко 1 : 1 (14 самцов, 15 самок, пол одной особи определить не удалось).

Характеристика смолтов. По указанным Гардинером (Gardiner, 2003) признакам различий между крупными ($TL > 120$ мм) и мелкими ($TL < 120$ мм) особями обнаружено не было, поэтому мы приводим описание по выборке целиком. $B \% TL$: *ao* 6.5–8.8, *o* 1.7–3.9, *d* 3.9–5.8, *H* 4.4–6.0. Особи слегка уплощены с боков. Зубы в большинстве случаев тупые слабо развитые (рис. 3), покрыты плёнкой, у некоторых особей под микроскопом видно, что часть зубов стали острыми. Органы боковой линии на голове и вокруг неё визуальным образом выражены слабо. Вторичные половые признаки не выражены.

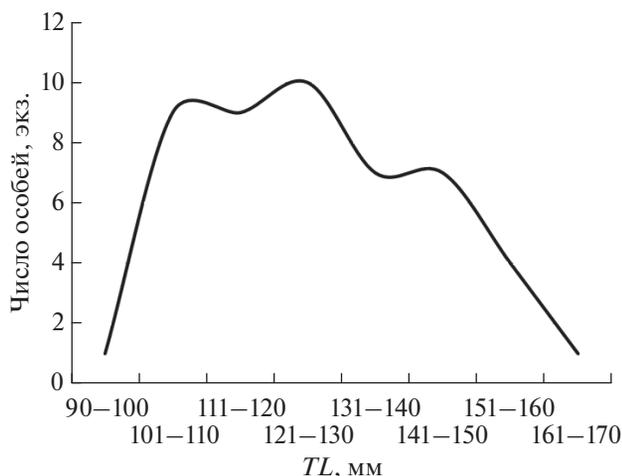


Рис. 2. Распределение по длине (TL) смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в выборке из р. Чёрная.

Несмотря на то что выраженных размерных классов по Гардинеру (Gardiner, 2003) выявлено не было, при более подробном статистическом анализе, учитывающем соотношение массы и длины тела (*l*), исследованная совокупность распалась на две группировки, каждая из которых представлена как самцами, так и самками (рис. 4).

Ни у самцов, ни у самок различий по пластическим признакам, выделенным Гардинером (Gardiner, 2003), не обнаружено (табл. 2). Условно тощие (*I* ≈ 0.02) самки отличаются от упитанных (*I* ≈ 0.03) большей относительной шириной лба и большим диаметром глаза. Между самцами различия обнаружены только в относительной высоте 1-го спинного плавника. Единственный при-

знак, указывающий на половой диморфизм во всех условных группировках, – ширина лба. Она больше у тощих самок и, наоборот, меньше у упитанных. На наш взгляд, требуются дальнейшие исследования обнаруженного двухвершинного распределения.

Строение гонад. У 29 из 30 исследованных особей гонады были хорошо сформированы, в них чётко определялись половые клетки. Гонады располагаются в среднедорсальной части брюшной полости, занимают срединное положение. Билатеральная симметрия выражена слабо. В структуре гонады представлены как соматические, так и половые клетки. Сеть капилляров хорошо развита. Яичники (рис. 5а) занимают от 1/4 до 1/3 площади поперечного среза полости тела. Размер семенников (рис. 5б) значительно меньше – около 5%. У самок гонады содержали только ооциты II порядка диаметром до 150 мкм. Максимальное число ооцитов на срезе – 138 (обычно 110–120). Семенники имели дольчатую структуру (4–6 долей) и содержали множественные кластеры сперматогониев.

Строение кишечника. Кишечники всех исследованных особей были пустые. У исследованных особей на срезах через кишечник (рис. 5а, 5б) обнаружено от 28 до 65 складок (пристеночных выростов), представленных тремя основными типами (рис. 5в): длинные – 119.9 ± 16.37 мкм (отношение длины к ширине составляет в среднем 2.22), средние – 47.0 ± 9.61 мкм (1.23) и короткие – 38.8 ± 10.85 мкм (0.97). В просвете кишечника длинные выросты всегда чередуются со средними или короткими. Все три типа складок на разрезе имеют палочковидную форму (ширина складки мало изменяется на про-

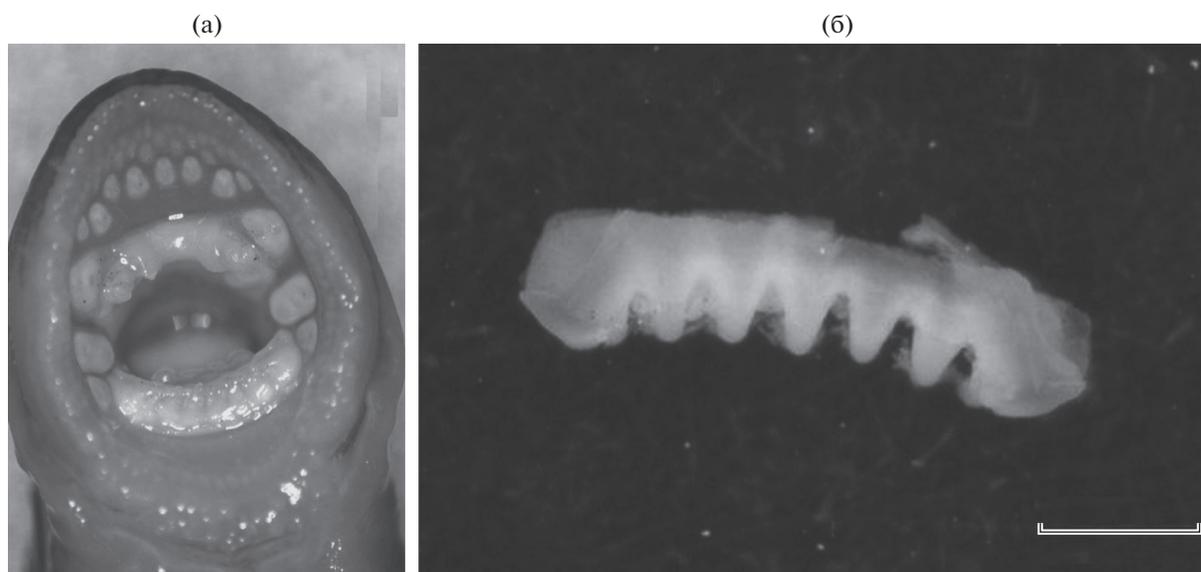


Рис. 3. Ротовая воронка (а) и нижнечелюстные зубы (б) смолта речной миноги *Lampetra fluviatilis*. Масштаб: 1 мм.

Таблица 3. Длина тела (TL , мм) смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* и ювенильных особей, относимых к *L. planeri* (по данным литературы)

Место поимки	<i>L. fluviatilis</i>	<i>L. planeri</i>	Источник информации
Р. Райн (приток р. Шаннон), Западная Ирландия	80–130	–	Igoe et al., 2004
Притоки оз. Лох-Корриб, Западная Ирландия	–	100–160	»
Оз. Лох-Ней, Северная Ирландия	118–230	–	Goodwin et al., 2006
Эстуарий Жиронда, Юго-Западная Франция	~130	–	Rochard, Elie, 1994
Р. Лер, Юго-Западная Франция	~125	~113	Ducasse, Leprince, 1980
Р. Ле Руль, Северо-Восточная Франция	106–147	94–173	Taverny, Elie, 2008
Аквитань, Юго-Западная Франция	~134	~136	Taverny, Urdaci, 2003

тяжении её длины); для коротких и средних характерны треугольная и луковичная формы; для длинных – Т- и Y-формы. Сеть капилляров хорошо развита и проходит по всей длине просветов средних и длинных выростов.

Тифлозоль может быть как с выростами, так и без них (рис. 5г). Выросты на тифлозоле начинают формироваться от его основания, т. е. от места его выпячивания из стенки кишечника. В случае, когда складки не представлены (рис. 5д, 5е), тифлозоль покрыт клетками слизистого эпителия, что является признаком личиночной стадии.

Особенности строения кишечника ещё раз демонстрируют, что проанализированные особи на момент поимки не питались, относятся к анадромному типу жизненной стратегии, и продолжающаяся перестройка их организма ориентирована на подготовку к паразитической фазе развития.

ОБСУЖДЕНИЕ

Аналогии со смолтами лососёвых. За основные признаки аналогии мы принимаем следующие сходные

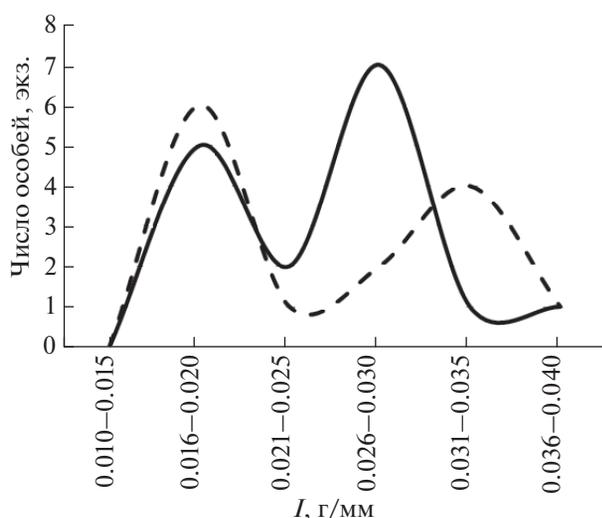


Рис. 4. Распределение смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* по величине размерно-веса индекса (I): (—) – самки, (---) – самцы.

характеристики выбора анадромной стратегии развития: кардинальная смена местообитания; значительная морфофизиологическая перестройка организма; изменение типа питания, активный рост и увеличенная по сравнению с резидентной формой плодовитость (Björnsson et al., 2012).

Прежде всего, смолты отличаются от личинок миноги (пескороек) изменением своей окраски, т. е. явлением “серебрения”: они утрачивают характерную для личинок речную покровительственную (аналогичную окраске пестряток лососей) коричневую или бурую окраску (которая сохраняется у резидентных ювенильных миног), приобретая свойственную анадромным видам рыб – тёмную на дорсальной стороне, серебристую с боков. Часто у них проявляются зеленоватые или голубоватые тона на боках и спине. Тело в ходе смолтификации, как и у молоди лососей, становится более прогонистым. Морфологические изменения проявляются также очень заметно: у смолтов в сравнении с резидентными миногами крупнее глаза, рыло и ротовая воронка. У смолтов, в отличие от ювенильных резидентных миног, не происходит уменьшение длины тела и сближение спинных плавников, что связано с созреванием.

Пищеварительная система не атрофируется, наоборот, за счёт развития пристеночных выростов увеличивается потенциальная всасывающая поверхность кишечника, что не свойственно непаразитическим миногам (Yamazaki et al., 2001). У смолтов происходят физиологические преобразования, связанные с осморегуляцией (Morris, 1972; Bartels, Potter, 2004; Bartels et al., 2015): развитие во время и после метаморфоза хлоридных клеток в жаберном эпителии у представителей родов с анадромным типом жизненной истории (*Petromyzon*, *Lethenteron*, *Lampetra*). В то же время в роде *Ichthyomyzon*, представители которого не совершают миграций в море, хлоридные клетки не обнаружены (Hubbs, Potter, 1971; Bartels et al., 2012), и у них не отмечена серебристая окраска особей (Hubbs, Trautman, 1937).

Как и у анадромных форм лососей, у смолтов речной миноги не отмечены внешние признаки полового созревания, не происходит интенсивное развитие половых желёз и атрофия половых клеток,

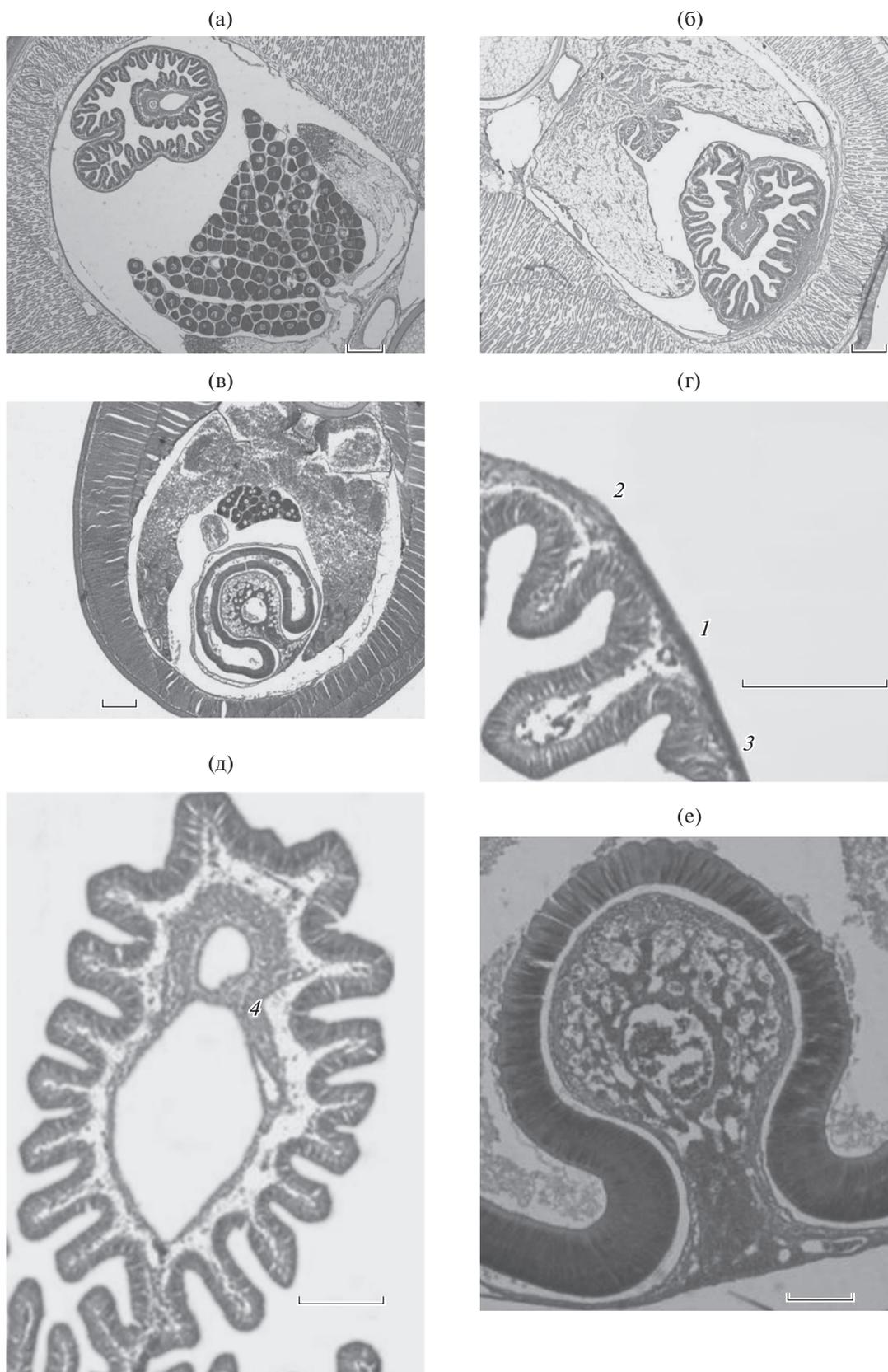


Рис. 5. Гистологическое строение гонад и кишечника личинок и смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis*: а – яичник смолта, б – семенник смолта, в – яичник личинки, г – строение стенки кишечника смолта (1 – длинный, 2, 3 – средний и короткий пристеночные выросты), д – тифлозоль смолта с развитыми выростами (4), е – тифлозоль личинки. Масштаб: а–в – 300, г–е – 100 мкм.

Таблица 4. Сравнительная характеристика смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* и ювенильных жилых миног *L. planeri* из двух точек ареала

Признак	<i>L. fluviatilis</i> р. Чёрная (n = 26)	<i>L. planeri</i> реки Дэва и Карэс (n = 22)	<i>T_s</i>	<i>CD</i>
	(наши данные)	(Perea et al., 2011)		
<i>TL</i>, мм	140.1 ± 11.43	173.7 ± 14.84	-0.952	0.14
<i>H</i>	5.15 ± 0.35	В % <i>TL</i> 6.45 ± 0.44	-11.307*	1.64*
<i>d</i>	6.05 ± 3.01	4.03 ± 0.37	3.125*	0.60
<i>o</i>	2.50 ± 0.28	2.05 ± 0.14	6.492*	0.98
<i>ao</i>	7.54 ± 0.56	5.88 ± 0.31	12.46*	1.92*

которая свойственна резидентным представителям, созревающим в этот период.

Во многом смолты речной миноги сходны со смолтами тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum*, наблюдения за которой на Камчатке были проведены в 2005–2008 гг. на реках Утхолок и Коль (Кучерявый и др., 2007; Назаров и др., 2011): серебристая окраска, неатрофированная пищеварительная система, равное соотношение полов. Серебрящиеся особи в реках Камчатки появляются в начале осени, но их миграция в море происходит на следующий год, а пик миграции в море приходится на конец весны – начало лета. Для смолтов тихоокеанской миноги характерен переход к паразитической фазе уже в среднем течении реки (Кучерявый и др., 2007), что не было отмечено для смолтов речной миноги ни нами, ни другими авторами (Rankin, Jensen, 1993). Питающихся особей речной миноги отмечали только в устьях рек или эстуариях (Rochard, Elie, 1994; Thiel, Salewski, 2003).

Полученные данные дают представление о том, как изменяются относительные размеры миног *L. fluviatilis* после метаморфоза. По нашим данным, первые серебрищиеся ювенильные миноги появляются в декабре. Сравнивая результаты морфологического анализа с данными Рено (Renaud, 2011), можно заключить, что примерно в течение 4–6 мес. после метаморфоза и начала смолтификации у миног значительно (до 1.7 раза) увеличивается относительная длина головы, что, вероятно, связано с их подготовкой к жизни в море (интенсивным развитием глаз и ротовой воронки).

Длина как систематический признак. Гардинер (Gardiner, 2003) предположил, что смолты *L. fluviatilis* мельче ювенильных особей *L. planeri*. По его мнению, длина смолтов *L. fluviatilis* в большинстве случаев не превышает 12 см. К этому заключению он пришёл, исследовав переживших зимовку в лабораторных условиях особей (из 41 экз. 33 были отнесены к *L. planeri* и 8 – к *L. fluviatilis*) из трёх водных объектов Шотландии (Лит, Тей и Тис). Однако, как показывает самый поверхностный анализ (табл. 3), признак “длина тела” –

очень вариабелен и не может быть использован как систематически значимый.

Несмотря на то что публикация Гардинера (Gardiner, 2003) основана на скромном материале, собранном в некоторых реках Великобритании, её используют в качестве основополагающей при анализе особей даже из южных районов Европы. Например, критерий “длина тела” был использован в ряде работ для определения таксономического положения ювенильных миног. Пера с соавторами (Perea et al., 2011) при описании миног одного из самых юго-западных местообитаний жилой миноги (бассейн рек Дэва и Карэс, Испания) используют признаки, выделенные Гардинером (Gardiner, 2003). Мы провели сравнение особей из португальской выборки с той частью нашей выборки, которая по признаку “длина тела” теоретически могла оказаться ручьевого миногой (табл. 4). Видно, что, несмотря на то что различия по всем приведённым значениям пластических признаков статистически значимы, только по таким признакам, как высота тела и длина рыла различия достигают значений подвидовых уровней по критерию Майра, что вероятно, может послужить для разделения неполовозрелых особей *L. planeri* и *L. fluviatilis*.

Не исключено, что вариации длины тела и признаков, с ней связанных, являются отражением клинальной изменчивости (рис. 6). На наш взгляд, с большей долей вероятности эти изменения связаны с весьма высокой индивидуальной изменчивостью на уровне популяции, являющейся следствием развития личинок в разных типах биотопов. В пользу этого, например, говорят данные о пределах варьирования признака “длина тела” смолтов *L. fluviatilis* в эстуарии р. Эльба – максимальное значение признака превышает минимальное в 2.3 раза, или на 90 мм (Thiel, Salewski, 2003). В 1.5–2.0 раза различаются значения пределов варьирования признака в реках Польши (Raczyński, 2012), России (Берг, 1948; наши данные), Южной Норвегии (Berg, 2005) и в некоторых водоёмах Ирландии (Igoe et al., 2004).

Изменения, происходящие с миногами в море. По нашим данным (Цимбалов, 2014), средняя длина



Рис. 6. Значения признака “длина тела (*TL*)” для смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реках Европы (Берг, 1948; Ducasse, Leprince, 1980; Tuunainen et al., 1980; Rochard, Elie, 1994; Ojutkangas et al., 1995; Waterstraat, Krappe, 2000; Taverny, Urdaci, 2003; Thiel, Salewski, 2003; Igoe et al., 2004; Berg, 2005; Goodwin et al., 2006; Ljunggren, Söderman, 2007; Taverny, Elie, 2008; Raczyński, 2012; Winter et al., 2014). В скобках приведены средние значения, если в источнике не указаны пределы варьирования.

самок *L. fluviatilis*, заходящих в реки Финского залива на нерест, составляет 338 мм, самцов – 324 мм, масса тела соответственно – 57.1 и 46.9 г, т. е. за время нагула длина тела миног увеличивается примерно в 2.5 раза, масса – в 14–17 раз. Каких-либо выраженных изменений в пропорциях тела за время нагула, по нашим данным, не происходит. По крайней мере, в тех пластических признаках, которые использованы Рено (Renaud, 2011) при описании взрослой речной миноги.

Анализ варибельности меристических признаков. Минимальное число туловищных миомеров, указанное Рено (Renaud, 2011) для *L. fluviatilis* – 58. В исследованной нами выборке – 57. В р. Нева в 2010 г. была поймана анадромная самка, у которой было 56 туловищных миомеров (IEE 10120001). Формула боковых (латеральных) зубов $1^2 + 1^2 + 1^2$, представленная в данной работе, оказалась ши-

роко распространённой и обнаружена у производителей типично анадромной формы из р. Нева (IEE 10120001), формы граесох (выборка 1930 г., ZISP 29185), онежской миноги (Цимбалов и др., 2015), а также у резидентных миног, относимых к *L. planeri*, из ручья Брусно (бассейн Онежского озера, выборка 1935 г., ZISP 25590) и ручья Могильный (бассейн Чудского озера, выборка 1930 г., ZISP 23439). Кроме того, эта формула широко представлена у *L. planeri*, *L. alavariensis*, *L. auremensis* и *L. lusitanica* Пиренейского полуострова (Mateus et al., 2013).

В нижнем (втором) ряду верхнегубных зубов у *L. fluviatilis* имеется 4–7 зубов (Renaud, 2011); в нашей выборке – 3–8. Расширенные значения этого признака также довольно часто распространены. У миног, пойманных в открытой части Балтийского моря, 4–8 зубов (IEE 10103001, 10111001). В выборке типично анадромных производителей 2013 г. (IEE

13120701) 2–7 зубов; у формы праесох того же года – 3–5; у относимых к *L. planeri* особей из ручьёв Брусно и Могильный – 3–6.

Паразитическая фаза комплексных и речных видов. Смолты речной миноги, на наш взгляд, не аналогичны постметаморфным паразитирующим пресноводным миногам. Юсон и Бимиш (Youson, Beamish, 1991. P. 632. Fig. 4) указывают, что у паразитической пресноводной *Lampetra richardsoni* var. *marifuga* кишечник не атрофирован и заполнен пищей; а, судя по приведённому рисунку, гонады более развиты, чем у исследованных нами смолтов речной миноги (рис 5б).

Талабишка с соавторами (Talabishka et al., 2012) привели некоторые морфологические параметры и описали поведение и питание паразитической пресноводной венгерской миноги *Eudontomyzon danfordi*. В работе не указана окраска особей, но на рисунке (Talabishka et al., 2012. P. 364. Fig. 2) изображены особи без признаков серебрения. У 10 особей TL 169–230 мм, пойманных этими авторами в мае 2005 г., гонады были не развиты, и пол определить не удалось, тогда как в августе того же года 3 из 5 пойманных особей (все самки, TL 199–270 мм) имели хорошо развитые яичники. Как в мае, так и в августе, кишечники миног были хорошо развиты и заполнены пищей. Венгерская минога во время нагула в реке отличается поведением от смолтов речной миноги. За время наблюдений авторам не удалось зарегистрировать миграцию вниз по течению. С мая по август они наблюдали только перемещение вверх по течению (с пиком в июне) относительно крупных групп миног, которые “карабкались”, присасываясь к поверхности камней на мелководье. Активность мигрантов значительно снижалась ночью (вплоть до прекращения перемещений), а её пик приходился на дневные часы (14.00–15.00). Покатная миграция смолтов речной миноги в р. Чёрная, наоборот, происходила исключительно в ночные часы.

Жизненный цикл миног сложен и по-прежнему остаётся мало изученным. Приведённые в данной статье материалы по биологии и морфологии смолтов позволяют лучше понимать пути реализации жизненной истории миног, которые зависят от множества внешних и внутренних факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников ИПЭЭ РАН В.В. Костина за помощь и содействие в анализе материала, Е.Д. Павлова – за организацию гистологических исследований и Е.А. Кириллову – за ценные замечания к тексту рукописи.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-14-01171.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России в 2 т. 2002. Т. 1 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 379 с.
- Берг Л.С. 1935. Экологические параллели между миногами и лососевыми // Докл. АН СССР. Т. 3. № 2. С. 91–94.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.
- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Павлов Д.С. и др. 2007. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* из р. Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 42–57.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Назаров Д.Ю., Кучерявый А.В., Савваитова К.А. и др. 2011. Популяционная структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* из реки Коль (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 3. С. 312–325.
- 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.
- Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузищин К.В. и др. 2007. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 296–302.
- Сидоров Л.К., Пичугин М.Ю. 2005. Миноги рода *Lethenteron* озера Сопочное (о. Итуруп, Курильские о-ва) // Там же. Т. 45. № 3. С. 423–426.
- Цимбалов И.А. 2014. Морфо-экологическая дифференциация 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.
- Abbel R., Thieme M.L., Revenga C. et al. 2008. Freshwater ecoregions of the World: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation // BioScience. V. 58. № 5. P. 403–414. doi 10.1641/B580507
- Bartels H., Potter I.C. 2004. Cellular composition and ultrastructure of the gill epithelium of larval and adult lampreys. Implications for osmoregulation in fresh and seawater // J. Exp. Biol. V. 207. P. 3447–3462.
- Bartels H., Docker M.F., Fazekas U., Potter I.C. 2012. Functional and evolutionary implications of the cellular composition of the gill epithelium of feeding adults of a freshwater parasitic species of lamprey, *Ichthyomyzon unicuspis* // Can. J. Zool. V. 90. P. 1278–1283.
- Bartels H., Docker M.F., Krappe M. et al. 2015. Variations in the presence of chloride cells in the gills of lampreys (Petromyzontiformes) and their evolutionary implications // J. Fish Biol. V. 86. P. 1421–1428. doi 10.1111/jfb.12633
- Berg O.K. 2005. Fisker, Amfibier og Krypdyr // Kompetendium IZO2001 – Faunistikk. Trondheim: Inst. Biol. NTNU, 116 p.
- Bird D.J., Potter I.C. 1979a. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L) and *Lampetra planeri* (Bloch). A description of the timing and stages // Zool. J. Linnean Soc. V. 65. P. 127–143.
- Bird D.J., Potter I.C. 1979b. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L) and *Lampetra*

- planeri* (Bloch). Quantitative data for body proportions, weights, lengths and sex ratios // *Ibid.* V. 65. P. 145–160.
- Björnsson B.J., Einarsdóttir I.E., Power D. 2012. Is salmon smotification an example of vertebrate metamorphosis? Lessons learnt from work on flatfish larval development // *Aquaculture*. V. 362–363. P. 264–272.
- Ducasse J., Leprince Y. 1980. Etude préliminaire de la biologie des lamproies dans les bassins de la Garonne et de la Dordogne. Bordeaux: CTGREF–Div. ALA, 151 p.
- Gardiner R. 2003. Identifying lamprey. A field key for sea, river and brook lamprey // *Conserving Natura 2000 Rivers Conservation Techniques*. Ser. № 4. Peterborough: English Nature, 31 p.
- Goodwin C.E., Griffiths D., Dick J.T.A., Elwood R.W. 2006. A freshwater-feeding *Lampetra fluviatilis* L. population in Lough Neagh, Northern Ireland // *J. Fish Biol.* V. 68. P. 628–633.
- Hardisty M.W., Potter I.C., Sturge R. 1970. A comparison of the metamorphosing and macrophtalmia stages of the lampreys *Lampetra fluviatilis* and *Lampetra planeri* // *J. Zool.* V. 162. P. 383–400.
- Hubbs C.L., Potter I.C. 1971. Distribution, phylogeny and taxonomy // *The biology of lampreys*. V. 1 / Eds. Hardisty M.W., Potter I.C. London: Acad. Press. P. 1–65.
- Hubbs C.L., Trautman M.B. 1937. A revision of the lamprey genus *Ichthyomyzon* // *Miscellaneous Publ.* № 35. Mus. Zool. Univ. Michigan, 109 p.
- Igoe F., Quigley D.T.G., Marnell F. et al. 2004. 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 // *Proc. Roy. Irish Acad. "Biology and Environment"*. V. 104B. № 3. P. 43–56.
- Ljunggren N., Söderman M. 2007. Inventering av flodnejonöga i gotländska vattendrag 2006 // *Länsstyrelsen i Gotlands län. Rapporter om natur och miljö*. № 2007:8. 113 p.
- Mateus C.S., Alves M.J., Quintella B.R., Almeida P.R. 2013. Three new cryptic species of the lamprey genus *Lampetra* Bonaterre, 1788 (Petromyzontiformes: Petromyzontidae) from the Iberian Peninsula // *Contrib. Zool.* V. 82. P. 37–53.
- Morris R. 1972. Osmoregulation // *The biology of lampreys*. V. 2 / Eds. Hardisty M.W., Potter I.C. London: Acad. Press. P. 192–239.
- Moser M.L., Jackson A.D., Lucas M.C., Mueller R.P. 2014. Behavior and potential threats to survival of migrating lamprey ammocoetes and macrophtalmia // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 25. № 1. P. 103–116. doi 10.1007/s11160-014-9372-8
- Novomodnyy G.V., Belyaev V.A. 2002. Predation by lamprey smolts *Lampetra japonica* as a main cause of Amur chum salmon and pink salmon mortality in the early sea period of life // *NPAFC Tech. Rept.* № 4. P. 81–83.
- Ojutkangas E., Aronen K., Laukkanen E. 1995. Distribution and abundance of river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) ammocoetes in the regulated river Perhonjoki // *Regul. Rivers*. V. 10. P. 239–245.
- Perea S., Garzón P., Gonzáles J.L. et al. 2011. New distribution data on Spanish autochthonous species of freshwater fishes // *Graellsia*. V. 67. № 1. P. 91–102. doi 10.3989/graeellsia.2011.v67.032
- Potter I.C., Osborne T.S. 1975. The systematics of British larval lampreys // *J. Zool.* V. 176. P. 311–329.
- Potter I.C., Wright G.M., Youson J.H. 1978. Metamorphosis of the anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. // *Can. J. Zool.* V. 56. P. 561–570.
- Raczyński M. 2012. 1099 Minog rzeczny *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) // *Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny* / Eds. Makomaskiej-Juchiewicz M., Baran P. Warszawa: Biblioteka Monitoringu Środowiska. P. 70–100.
- Rankin C.J., Jensen F.B. 1993. 3.2 Lampreys // *Fish ecology / Eds. Rankin C.J., Jensen F.B.* London et al.: Chapman and Hall. P. 73–85.
- Renaud C.B. 2011. Lampreys of the World. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // *FAO species catalogue for fishery purposes*. № 5. Rome: FAO, 109 p.
- Rochard E., Elie P. 1994. La macrofaune aquatique de l'estuaire de la Gironde. Contribution au livre blanc de l'Agence de l'Eau Adour Garonne // *État des connaissances sur l'estuaire de la Gironde* / Eds. Mauvais J.-L., Guillaud J.-F. Bordeaux: Bergeret. P. 1–56.
- Talabishka E.M., Bogutskaya N.G., Naseka A.M. 2012. Local migration and feeding habits of Carpathian lamprey *Eudontomyzon danfordi* (Petromyzontiformes: Petromyzontidae) in Tisza River (Danube drainage, Ukraine) // *Proc. Zool. Inst. RAS*. V. 316. № 4. P. 361–368.
- Taverny C., Elie P. 2008. Les lamproies en France – guide pratique d'identification et de détermination des écophases, des espèces et des habitats // *Etude Cemagref, Groupement de Bordeaux*. № 122. 108 p.
- Taverny C., Urdaci M. 2003. Biologie, écologie et pêche des lamproies migratrices (agnathes amphihalins) – première tranche fonctionnelle. Cestas, Cemagref Bordeaux. 53 p.
- Thiel R., Salewski V. 2003. Verteilung und Wanderung von Neuenaugen im Elbeästuar (Deutschland) // *Limnologica*. V. 33. P. 214–226.
- Tuunainen P., Ikonen E., Auvinen H. 1980. Lamprey and lamprey fishing in Finland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. P. 1953–1959.
- Walker C.E. 1901. *Amateur fish culture*. Frome; London: Butler and Tanner, The Selwood Printing Works, 101 p.
- Waterstraat A., Krappe M. 2000. Beiträge zur Ökologie und Verbreitung von FFH-Fischarten und Rundmäulern in Mecklenburg-Vorpommern: 1. Das Flußneuenauge (*Lampetra fluviatilis* L.) im Peenesystem // *Natur und Naturschutz in Mecklenburg-Vorpommern*. V. 35. P. 64–79.
- Wetering, van de S.J. 1998. Aspects of life history characteristics and physiological processes in smolting Pacific lamprey, *Lampetra tridentata*, in a Central Oregon coast stream. MS Thesis in Fisheries Sciences. Corvallis: Oregon State Univ., 70 p.
- Winter H.V., Griffioen A.B., van Keeken O.A. 2014. De Vis-migratierivier: Bronnenonderzoek naar gedrag van vis rond zoet-zout overgangen // *IMARES Wageningen UR C035/14*. 127 p.
- Yamazaki Y., Nagai T., Iwata A., Goto A. 2001. Histological comparisons of intestines in parasitic and nonparasitic lampreys, with reference to the speciation hypothesis // *Zool. Sci.* V. 18. P. 1129–1135.
- Youson J.H. 1980. Morphology and physiology of lamprey metamorphosis // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. P. 1687–1710.
- Youson J.H., Beamish R.J. 1991. Comparison of the internal morphology of adults of a population of lamprey that contains a non-parasitic life history type, *Lampetra richardsoni*, and a potentially parasitic form, *L. richardsoni* var. *marifuga* // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 628–637.